ZUR ÖKOLOGIE DER WASSERAMSEL *(CINCLUS CINCLUS)* MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG IHRER ERNÄHRUNG[1]

von

OTTO JOST

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

[1] Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6, 1975

Preis 27 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenaueralleee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

ZUR ÖKOLOGIE DER WASSERAMSEL *(CINCLUS CINCLUS)* MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG IHRER ERNÄHRUNG [1]

von

OTTO JOST

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6
1975

Herausgeber:
ZOOLOGISCHES FORSCHUNGSINSTITUT
UND MUSEUM ALEXANDER KOENIG
BONN

[1] Dissertation der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität Bonn D 5

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN

Die Serie wird vom Zoologischen Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig herausgegeben und bringt Originalarbeiten, die für eine Unterbringung in den „Bonner Zoologischen Beiträgen" zu lang sind und eine Veröffentlichung als Monographie rechtfertigen.

Anfragen bezüglich der Vorlage von Manuskripten und Bestellungen sind an die Schriftleitung zu richten.

This series of monographs, published by the Zoological Research Institute and Museum Alexander Koenig, has been established for original contributions too long for inclusion in „Bonner Zoologische Beiträge".

Correspondence concerning manuscripts for publication and purchase orders should be addressed to the editors.

L'Institut de Recherches Zoologiques et Museum Alexander Koenig a établi cette série de monographies pour pouvoir publier des travaux zoologiques trop longs pour être inclus dans les „Bonner Zoologische Beiträge".

Toute correspondance concernant des manuscrits pour cette série ou des commandes doivent être adressées aux éditeurs.

BONNER ZOOLOGISCHE MONOGRAPHIEN, Nr. 6, 1975

Preis 27 DM

Schriftleitung/Editor:

Dr. H. E. Wolters

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig

Adenaueralleee 150—164, 53 Bonn, Germany

Druck: Bonner Universitäts-Buchdruckerei

Meinem Lehrer

Professor Dr. Günther Niethammer

(1908—1974)

in Dankbarkeit gewidmet

Inhaltsverzeichnis

Seite

Seite

A. EINLEITUNG

In der neueren ornithologischen Literatur fehlen eingehende Untersuchungen über die Ökologie der Wasseramsel, insbesondere über ihre Ernährung. Dies ist deshalb bemerkenswert, weil die Fließgewässerforschung, der jüngste Fachbereich der Limnologie, in den letzten Jahrzehnten viele neue Kenntnisse über die Fließwasserorganismen, die *Cinclus* als Nahrung dienen, gewonnen hat. Es fällt außerdem auf, daß die Wasseramsel selbst in limnologischen Abhandlungen, welche die ganze Biozönose der Bäche und Flüsse zu erfassen suchen, gewöhnlich nicht einmal erwähnt wird, obwohl diese Vogelart eine erstaunlich enge Bindung an die Fließgewässer auszeichnet, wie sie bei keinem anderen heimischen Singvogel besteht.

Diese Arbeit soll dazu beitragen, die aufgezeigte Lücke zu schließen. Liegt es doch im Interesse der Ornithologie wie der Limnologie — gerade auch der Fischerei, die Stellung dieser so bemerkenswerten Vogelart innerhalb der Rheobiozönose, das heißt ihre ökologische Nische, zu kennen. Deshalb verfolgt die vorliegende Arbeit das Ziel, die Wasseramsel als Glied im Ökosystem des Fließgewässers zu untersuchen. Sie möchte die Wechselbeziehungen zwischen den Lebensansprüchen dieser Art und den Umweltbedingungen im allgemeinen darlegen und speziell die trophischen Faktoren einer genaueren Analyse unterziehen.

Vorteilhaft für diese autökologische Untersuchung war es, daß die Fulda, der Hauptfluß des Untersuchungsgebietes, als der in limnologischer Hinsicht am besten untersuchte Mittelgebirgsfluß gilt. Dies ist der in Schlitz 1949 gegründeten Limnologischen Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie zu verdanken (Illies 1956). Außerdem kann die Rhön wegen der langjährigen Beringungsarbeit Sunkels (1940, 1960) „als das klassische Revier für die Wasseramselforschung" (Richter 1964, briefl.) bezeichnet werden.

Im Rahmen des Umweltschutzes haben heute Untersuchungen der Fließgewässer besondere Bedeutung, weil der schädigende Einfluß des Menschen gerade in diesen Lebensräumen erheblich zugenommen hat. Durch die Einbeziehung der anthropogenen Faktoren sind diese der Erforschung der Ökologie der Wasseramsel dienenden Untersuchungen aber sehr umfangreich geworden. Deshalb konnten manche speziellen Ergebnisse nicht in die vorliegende Arbeit aufgenommen werden z. B. Förderung des Wasseramselbestandes durch Schutzmaßnahmen, Feststellungen zur Ernährungsethologie und über den Fischanteil in der Nahrung.

Herrn Professor Dr. G. Niethammer (†) danke ich für die Überlassung des Dissertationsthemas, für die Möglichkeiten des Aufenthaltes und Arbeitens im Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig in Bonn, für das nie erlahmende Interesse und die ständige Förderung der Untersuchungen. Mein besonderer Dank gilt auch Herrn Professor Dr. J. Illies für verschiedene Hinweise und die Überlassung eines Arbeitsplatzes in der Limnologischen Flußstation des Max-Planck-Instituts für Limnologie in Schlitz (Hessen).

Die Bestimmung eines Teiles der Beutetiere übernahmen freundlicherweise die Herren Dr. W. Sattler (†), Dr. M. P. D. Meijering, Dr. P. Zwick, Dr. V. Puthz (alle Schlitz) und Dr. D. Teschner (Braunschweig). Außer ihnen danke ich auch allen, die mir durch verschiedene Mitteilungen und Anregungen geholfen haben, besonders Dr. C. König (Stuttgart), Dr. H. Kramer, Dr. H. E. Wolters und Dr. G. Rheinwald (alle Bonn), Dr. W. Sunkel (†, Tann/Rhön) und Dr. W. Keil (Frankfurt-Fechenheim) sowie dem Institut für Vogelforschung „Vogelwarte Helgoland" in Wilhemshaven für Überlassung der Farbringe und Dr. H.-H. Bergmann (Marburg/L.) und G. Meier (Gießen) für Filmaufnahmen.

B. MATERIAL UND METHODE

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse hier dargestellt werden sollen, habe ich von September 1964 bis Ende 1972 ausgeführt und dabei verschiedene Methoden angewandt.

Grundlage der Arbeit waren zunächst die Exkursionen, die halb- und ganztägig (wöchentlich vier, zur Brutzeit täglich) durchgeführt wurden. Wegen der Größe des Gebietes verwendete ich einen ausgerüsteten Personenkraftwagen. Mit Hilfe von Meßtischblättern und Karten der amtlichen Stellen suchte ich alle Gewässer auf, durchschritt diese mit hohen Stiefeln oder nahm sie vom Ufer aus in Augenschein und kartierte ihre Kennzeichen. Dabei konnte ich die Aufnahme des Wasseramselbestandes mit Reviergrenzen und Nistplätzen, die Beringung der meisten Vögel und notwendige Schutzmaßnahmen durchführen. Zur Kennzeichnung der mit dreiteiligen Spiegelnetzen über dem Wasser, mit Käschern am Nest oder als Nestlinge gefangenen Vögel wurden Ringe der „Vogelwarte Helgoland" verwendet. Vögel im Nest habe ich nur im Alter von 5—10 Tagen beringt, weil die Beringung älterer Nestlinge zu vorzeitigem Verlassen des Nestes führen kann.

Ergebnis der Beringung von September 1964 bis Ende 1969:

900 Wasseramseln beringt (darunter 412 Nestlinge)
480 Wasseramseln wiedergefangen
1 380 Wasseramseln insgesamt gefangen

Die Wiederfänge in verschiedenen Flußsystemen des Untersuchungsgebietes wiesen daraufhin, daß die Wasserscheiden überflogen werden (Jost 1969).

Im Oberlauf der Fulda habe ich zusätzlich Farbringe (5 Farbringtypen in verschiedener Kombination) zur Markierung der Vögel verwendet. Diese Methode erwies sich als nur begrenzt brauchbar. Das Ablesen war erschwert durch die Scheu der Wasseramseln vor Menschen, die geringe Helligkeit der beschatteten Uferzonen und den häufigen Aufenthalt der Vögel im tiefen und flachen Wasser. Bei Beobachtungen aus der Nähe (Tarnzelt) konnten die Farbringe besser abgelesen werden.

Schutzmaßnahmen waren zunächst durchzuführen, weil der Wasseramselbestand im Abnehmen begriffen war, aber zahlreiche Brutreviere und feste sichere Niststellen für die Nahrungsuntersuchungen vorhanden sein mußten. Durch verschiedene Nisthilfen ist es gelungen, den Bestand im Untersuchungsgebiet zu vermehren. So konnte ich im Oberlauf der Fulda in von mir unter Brücken angebrachten Halbhöhlenkästen und selbst entwickelten an Mauern im Freien befestigten speziellen „Wasseramsel-Nistkästen" einen Bruterfolg von 94 % gegenüber 46 % an natürlichen Niststellen erzielen (Jost 1966, 1970).

Bei den Exkursionen habe ich die Ufer und aus dem Wasser herausragende Steine systematisch nach Nahrungsresten, Speiballen und Kot abgesucht, die gefundenen Teile in Fläschchen gesammelt und später mit Binokular und Mikroskop untersucht.

Besondere Freilandexperimente waren die Anwendung der Halsringmethode an Nestlingen, die gut erhaltene Beutetiere erbrachte, und die von mir zur gleichen Zeit in denselben Revieren ausgeführten Benthosanalysen (quantitative Methode nach Schräder 1932). Bei dem Vergleich der beiden Ergebnisse wurden auch die von Illies (1953) gefundenen Abundanzzahlen der Benthosbesiedlung der Fulda hinzugezogen.

Vom Tarnzelt aus konnten in 320 Beobachtungsstunden die Fütterung der Nestlinge und flüggen Vögel sowie die Nahrungssuche beobachtet, fotografiert und gefilmt werden.

Eine Ergänzung der Freilanduntersuchungen waren die Feststellungen während der Haltung und Aufzucht von 3 Altvögeln und 2 Nestlingen.

Die Ergebnisse der verschiedenen Nahrungsuntersuchungen ermöglichten in Verbindung mit Literaturstudien die zusammenfassende Darstellung der Jahresperiodizität der Ernährung, des Nahrungsspektrums und Nahrungsschemas.

C. UNTERSUCHUNGSGEBIET

Für die Untersuchung wurde ein etwa 1 800 km^2 großes Gebiet im deutschen Mittelgebirge gewählt. Es liegt zum größten Teil in Osthessen und besteht aus verschiedenen Landschaften: Der östliche Teil des Vogelsberges, das Fuldaer Becken, Teile des Fulda-Haune Berglandes, des Landrückens, der Vorderrhön und der Hochrhön sowie der anschließende Teil des Fränkischen Rhönvorlandes.

Da *Cinclus* ausschließlich an Fließgewässern lebt und der Lebensraum der Wasseramselpopulationen die zusammenhängenden Flußsysteme sind, erfolgte die Abgrenzung und Gliederung des Untersuchungsgebietes nach hydrogeographischen Gesichtspunkten. Es bestand aus 3 Abschnitten (Abb. 1):

1. Das Flußsystem der oberen Fulda bis nach Einmündung der Schlitz, einschließlich der Haune bis nach der Nüstmündung (Weser-System). Das dazugehörige Niederschlagsgebiet ist die zwischen der Höhe des Vogelsberges (Taufstein 774 m) im Westen und dem Kamm der Hochrhön (Wasserkuppe 950 m) im Osten gelegene osthessische Senke, in deren Mitte das Fuldaer Becken liegt (Fulda 250 m).
2. Das Gebiet der oberen Ulster (Weser-System), untersucht bis nach Einmündung des Scheppenbaches. Es grenzt östlich an das Fuldasystem.
3. Der Teil des Flußsystems der Fränkischen Saale (Rhein-Main-System), der den Oberlauf der von der Hochrhön nach Osten bis Süden der Saale zufließenden Bäche umfaßt.

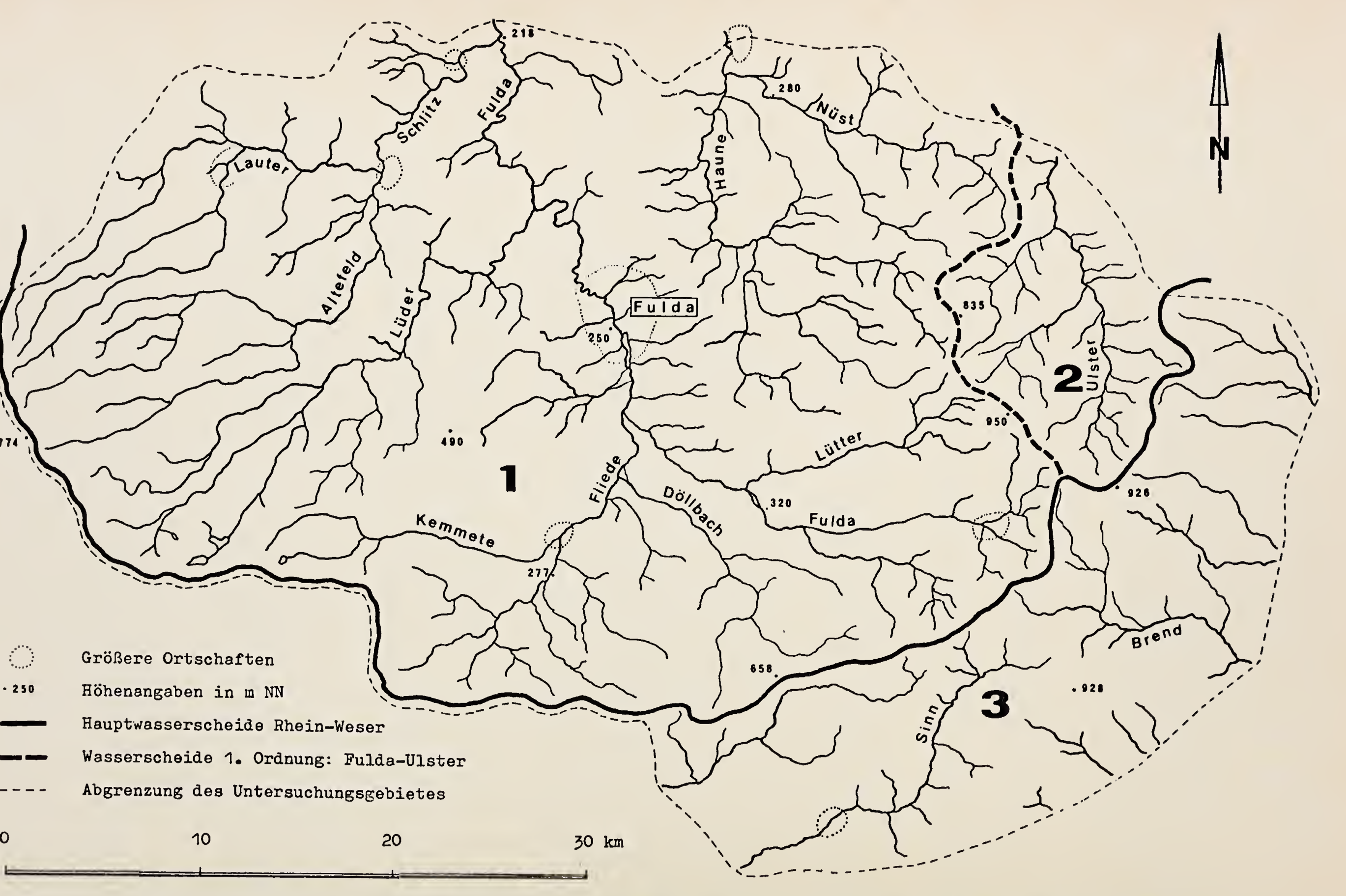


Abb. 1: Das Gewässernetz, die hydrogeographische Abgrenzung und Gliederung des Untersuchungsgebietes. Flußsystem-Abschnitte: 1 = der Fulda (Weser), 2 = der Ulster (Werra-Weser) und 3 = der Fränkischen Saale (Main-Rhein).

Die Hauptwasserscheide Rhein-Weser verläuft im Westen über den Vogelsberg, im Süden über den Landrücken und die Dammersfeldrhön und im Osten über die Hohe Rhön (Abb. 1). Fulda- und Ulstergebiet trennt eine Wasserscheide 1. Ordnung. Die Nebenflüsse der Fulda (Schlitz, Lüder, Fliede, Haune und Lütter) werden durch Wasserscheiden 2. Ordnung begrenzt.

Die Ausbildung des Gewässernetzes ist zunächst bedingt durch den Untergrund. Das Untersuchungsgebiet kann geologisch in drei Zonen gegliedert werden (Abb. 3).

Die Gewässer haben an den Übergängen der Verebnungsflächen die bedeutendsten Gefällsstrecken. So finden wir stärkeres Gefälle von der höchsten Verebnung, der Hochrhön, zur Hauptverebnung des Buntsandsteingebietes (z. B. Kaskadenschlucht des Feldbaches oberhalb Gersfeld). Die Bergbäche, die von der Hochrhönfläche fast parallel nach Südosten abfließen, zeigen sehr starkes Gefälle und erheblichen Belag mit Basaltblöcken und Steinen, wie der Eisgraben und Elsbachgraben. Das Auftreten mehrerer Gefällsstufen im Talweg ist ein besonderes Kennzeichen der vom Hohen Vogelsberg zum Fuldaer Becken entwässernden Bäche.

Durch den Formenreichtum der Oberflächengestaltung hat das Gebiet in seinen verschiedenen Landschaften unterschiedliche klimatische Verhältnisse. Der Verlauf der Temperatur ist im gesamten Untersuchungsgebiet ähnlich: dem Minimum im Dezember bis Februar steht das Maximum im Juni bis August gegenüber. Der größte Teil des Untersuchungsgebietes, besonders die tieferen Lagen, gehören dem Sommerregentyp an. Die Hauptniederschläge fallen im Sommer mit einem Gipfel im Juli (Station Fulda), während Februar und März die geringsten mittleren Niederschlagswerte haben. Dadurch ist die Beckenlandschaft als kontinental gekennzeichnet. Die Rhön zeigt den Übergangstypus mit etwa gleichen Maxima im Dezember-Januar und Juli-August. Das Minimum erstreckt sich auf die Monate März bis Mai. Im Gegensatz dazu weist der Osthang des Vogelsbergers ein Wintermaximum im Dezember infolge ausgeprägter Stauerscheinungen bei den winterlichen Westwetterlagen. Der Vogelsberg besitzt ozeanisches Klima.

Der Wasserhaushalt eines Niederschlagsgebietes (Flußsystems) vollzieht sich nach der Formel: $N = A + V + B$ (mm). Es bedeuten: N Niederschlagshöhe, A Abflußhöhe, V Verdunstungshöhe, B Bodenspeicherung.

In Tabelle 1 sind diese Faktoren des Wasserhaushaltes für den größten Teil des Untersuchungsgebietes vergleichbar zusammengestellt. Obwohl das Gebiet, von den höheren Lagen des Vogelsberges abgesehen, mehr Niederschläge im Sommer erhält, weisen die größeren Gewässer im Winter vor allem im Januar und Februar ihre höchsten Wasserstände auf und sind im Sommer meist niedrig. Ursache ist die hohe Temperatur und dadurch bedingt die Verdunstungsstärke der Luft im Sommer. Deshalb nehmen auch die Wasservorräte (Bodenspeicherung) ab. Der Anfang der Vegetationszeit wirkt sich im extremen Minimum der Bodenspeicherung im Mai aus. Im Herbst sind die Wasserrücklagen im Boden auf dem tiefsten Stand angelangt, da die Gewässer, die Vegetation und vielerorts auch Siedlungen und Industrie von ihnen gezehrt haben. Mit dem Ende der Vegetationszeit (ab Oktober) füllen sich die unterirdischen Speicher wieder und erreichen ihren Höchstwert zum Beginn des Frühjahrs.

Tabelle 1: Wasserhaushalt des Niederschlagsgebietes der Fulda von der Quelle bis zur Haune ausschließlich, 1936—1955. — Meßwerte in mm von: N = Niederschlag, A = Abfluß, V = Verdunstung, B = Bodenspeicherung (nach Wasserwirtschaftl. Rahmenplan Fulda, 1964).

N	58	61	56	49	46	54	68	61	83	83	66	66	324	447	771
A	27	30	34	42	36	26	13	14	13	14	13	16	195	83	278
V	10	5	5	15	15	49	79	84	89	74	54	24	89	404	493
B	21	26	17	2	-5	-21	-24	-17	-19	-5	-1	26	40	-40	0
	Nov	Dez	Jan	Feb	Mär	Apr	Mai	Jun	Jul	Aug	Sep	Okt	Wi	So	Jahr

Für die Fließwasserorganismen sind die Hochwasser von besonderer Bedeutung. Die Winterhochwasser (besonders März) treten auf, wenn nach einer Kälteperiode ein Warmlufteinbruch erfolgt. Die großen Niederschlagsmengen werden durch die Schneeschmelzwasser vermehrt, und der gefrorene Untergrund kann die Wassermassen nicht aufnehmen. Im Sommerhalbjahr (besonders Juni-Juli) können durch örtlich konzentrierte gewaltige Regenfälle Hochwasserwellen ausgelöst werden. Diese führen zu Veränderungen im Flußbett und der Uferzone, Transport von Geröll und Trübung des Wassers.

D. BESTANDSAUFNAHME

I. Feststellung der Brutreviere

Da sich die Wasseramseln nicht vom Fließgewässer entfernen, konnte ich die Besiedlung der verschiedenen Flußsysteme zunächst durch wiederholtes Abschreiten der Gewässer und Zählen der beobachteten Vögel ermitteln. Mit dieser Methode erhielt ich besonders im Sommer und Herbst schwankende Bestandszahlen, weil viele Wasseramseln nicht seßhaft waren, der dichte Uferbewuchs die Feststellung der einzelnen Vögel erschwerte und diese sich auch zeitweilig (gerade zur Mauserzeit) scheu verhielten und versteckten. Deshalb habe ich die Ermittlung der Brutreviere zur Grundlage der Bestandsaufnahme genommen. Die Kartierung erfolgte nach folgenden Gesichtspunkten:

1. Ständig besetzte Brutreviere:

   Die Reviere sind fast regelmäßig während der Brutzeit von Brutpaaren besetzt. Bruten meistens erfolgreich, Nistplätze relativ sicher.

2. Nicht ständig besetzte Brutreviere:

   Reviere manchmal unbesetzt oder nur zu einem Teil der Brutzeit besetzt. Bruten öfter nicht erfolgreich. Zuweilen nur unfertige Moosnester. Nester mit zerstörten Gelegen oder toten bzw. geraubten Nestlingen vorgefunden. Nistplätze meist ungünstig.

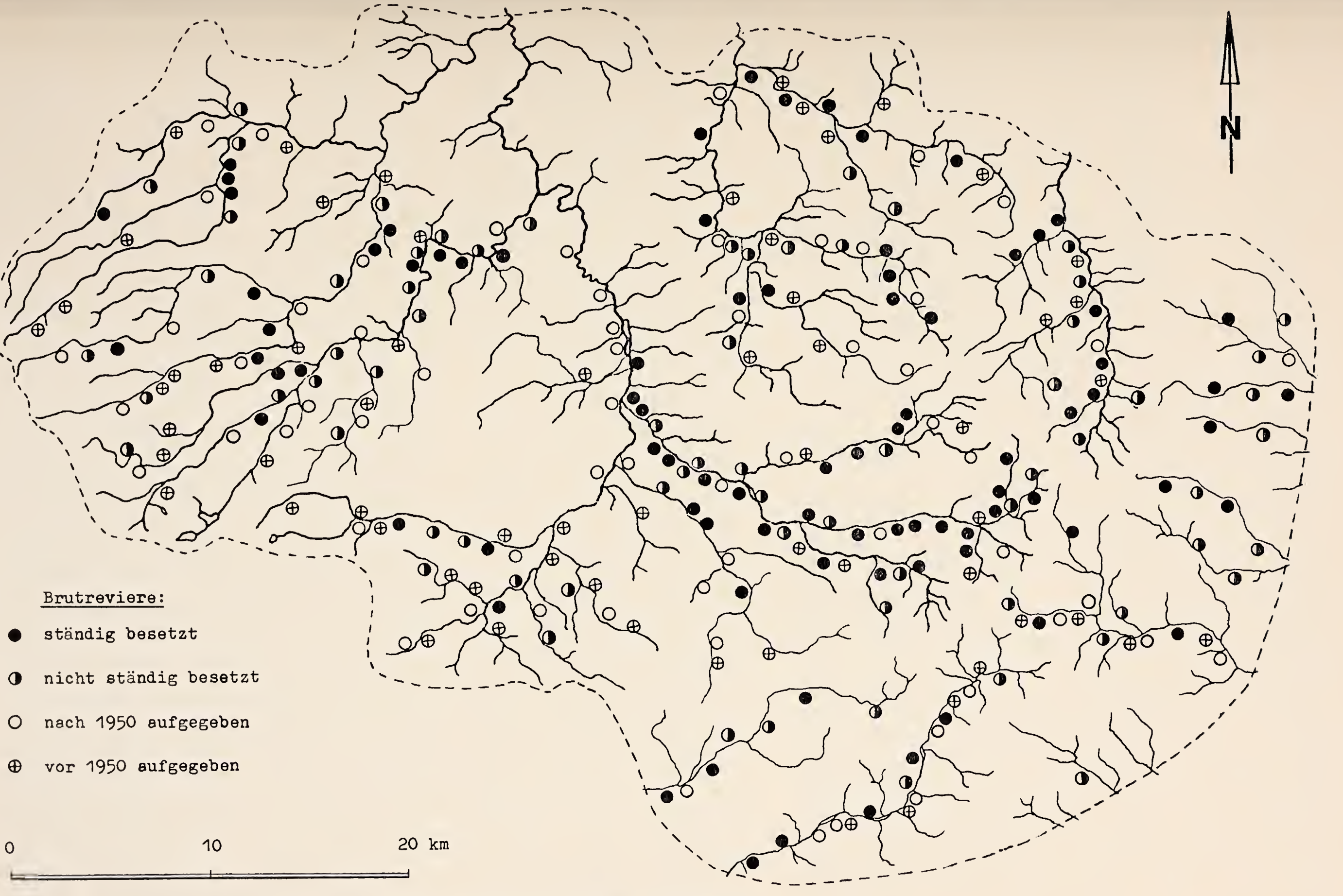


Abb. 2: Bestand an Brutrevieren der Wasseramsel im Untersuchungsgebiet

3. Nach 1950 aufgegebene Brutreviere:
Durch anthropogene Veränderungen der Fließgewässer bedingt.

4. Vor 1950 aufgegebene Brutreviere:
Durch anthropogene Veränderungen der Fließgewässer bedingt.

Die Bestandsaufnahme erfolgte 1965—1972. Die Brutreviere sind in Abbildung 2 und Tabelle 3 eingetragen. Insgesamt konnten an einer Gesamtlänge von 522 Kilometern Gewässerlauf im Gebiet 87 ständig besetzte und 72 nicht ständig besetzte Brutreviere festgestellt werden. Durchschnittlich waren jährlich etwa 50 % der gelegentlich besetzten Reviere von einem Brutpaar bewohnt. Somit befanden sich im Untersuchungsgebiet pro Jahr durchschnittlich 123 besetzte Brutreviere (= Brutpaare) der Wasseramseln. Es muß allerdings damit gerechnet werden, daß einzelne Brutreviere im weitverzweigten Gewässernetz unentdeckt blieben (höchstens 5 Reviere). Weitere 122 Reviere waren, soweit ich es selbst beobachten oder durch glaubwürdige Zeugen ermitteln konnte, in den vergangenen Jahren bis Jahrzehnten aufgegeben worden.

II. Bestandsschwankungen und Bestandsentwicklung

Im Laufe eines Jahres änderte sich der Bestand an Wasseramseln periodisch. Durch die heranwachsenden Jungvögel erreichte die Population am Ende der Brutzeit (Juli) die höchste Bestandsdichte. Darauf wanderten viele Jungvögel und einzelne Altvögel aus dem Gebiet flußab- und aufwärts weg. Die Zuwanderung schloß manche Lücken im Bestand, die vor allem im Winterhalbjahr durch Verluste entstanden. So konnte ich im Februar bis Mai, also im Spätwinter bis zur Mitte der Brutzeit, die niedrigsten jährlichen Bestandszahlen ermitteln (Brutbestand).

Auch im Vergleich der aufeinanderfolgenden Jahre änderte sich der Bestand. Als Gründe für die Abnahme der Zahl besetzter Brutreviere kommen verschiedene Faktoren in Frage, die im folgenden besprochen werden sollen. Abnahme des Populationsdruckes wirkte sich in den einzelnen Gewässern so aus, daß nur die optimalen Reviere aufgesucht wurden, Zunahme führte auch zur Besetzung der weniger geeigneten Reviere.

Die Untersuchung der Nistbauweise in natürlichen Bachläufen ohne menschliche Bauwerke und in Gewässern, die Brücken, Mauern und Mühlen aufwiesen (Jost 1967), zeigte, daß *Cinclus* infolge seines engen Anschlusses an Wassermühlen und Brücken als Kulturfolger zu bezeichnen ist. Der Mensch hat schon früher einen wesentlichen Einfluß auf die Bestandsentwicklung dieser Art ausgeübt. Während die Zahl der Brutpaare vor Jahrhunderten durch den Bau von Holz- und Steinbrücken, ober- und unterschlächtigen Wassermühlen und Mühlengräben erheblich zugenommen ha-

ben muß, verringert sich heute (besonders seit 1950) wegen der Beseitigung dieser alten Bauwerke an den Fließgewässern die Zahl der günstigen Nistplätze und Brutreviere und damit der Bestand fortlaufend.

E. DIE WASSERAMSEL ALS GLIED IM ÖKOSYSTEM DES FLIESSGEWÄSSERS

I. Zur Ökologie der Fließgewässer

1. Kennzeichen der Fließgewässer

Gegenüber den stehenden Gewässern unterscheiden sich die Fließgewässer durch folgende charakteristische Kennzeichen:

Die horizontale Gliederung: Die Verzweigung bis in kleinste durch ihren Zusammenfluß miteinander in Verbindung stehende Wasserläufe (Gewässernetz, Gewässersystem) und die dadurch bedingte große Länge.

Die gewaltige Ausdehnung der Uferränder eines Flußsystems: Dadurch besteht eine enge Wechselwirkung mit dem Niederschlagsgebiet. Fließgewässer sind „offene Systeme" im Gegensatz zu den Seen (Thienemann, A. 1955).

Die relativ gering entwickelte Vegetation, aber die dichte tierische Besiedlung: Dieses Mißverhältnis zwischen der pflanzlichen und tierischen Biomasse in Flüssen erklärt sich durch eine ständige Nahrungszufuhr von außen. Deshalb sind Fließgewässer vom energetischen Standpunkt aus gesehen unvollständige Ökosysteme (Odum 1967).

Das ständig in eine Richtung fließende Wasser: Die Strömung ist die gestaltende und allseitig wirkende Kraft im Fließgewässer, der alle Wasserorganismen ausgesetzt sind.

2. Die Gliederung des Fließgewässers in seinem Lauf (Längsprofil)

K. Müller (1951) hat die Grenzen der Fischregionen an der Fulda ermittelt. Durch statistische Besiedlungsanalysen an verschiedenen den Gewässerboden besiedelnden Insekten-Ordnungen konnte Illies (1953, 1961 b) nachweisen, daß deren Artengefüge parallel zum Auftreten der Fischarten von Zone zu Zone wechselt. Den ökologischen Faunenwechsel hat er an Hand von Artwechselkurven aufgezeigt. Wie in der Fischbesiedlung schon lange nachgewiesen, stellte Illies auch im Vorkommen der Bodentiere (Benthos) eine Dreiteilung des Gebirgsbaches fest, da dieser in drei Abschnitten seines Verlaufes jeweils eine gewisse Konzentrierung zahlreicher typischer Arten aufweist (Charakterarten). Damit ist nachgewiesen, daß die drei biologisch-physiographischen Bergbach-Abschnitte abgrenzbare biozönotische Einheiten des Ökosystems „Gebirgsbach" darstellen. Die natürlichen Grenzen dieser Regionen sind im Verlauf der Fulda: die Mündung des Maiersbaches (= Grenze zwischen der oberen und unteren Forellenregion), die Mündung der Lütter (= Grenze zwischen der unteren

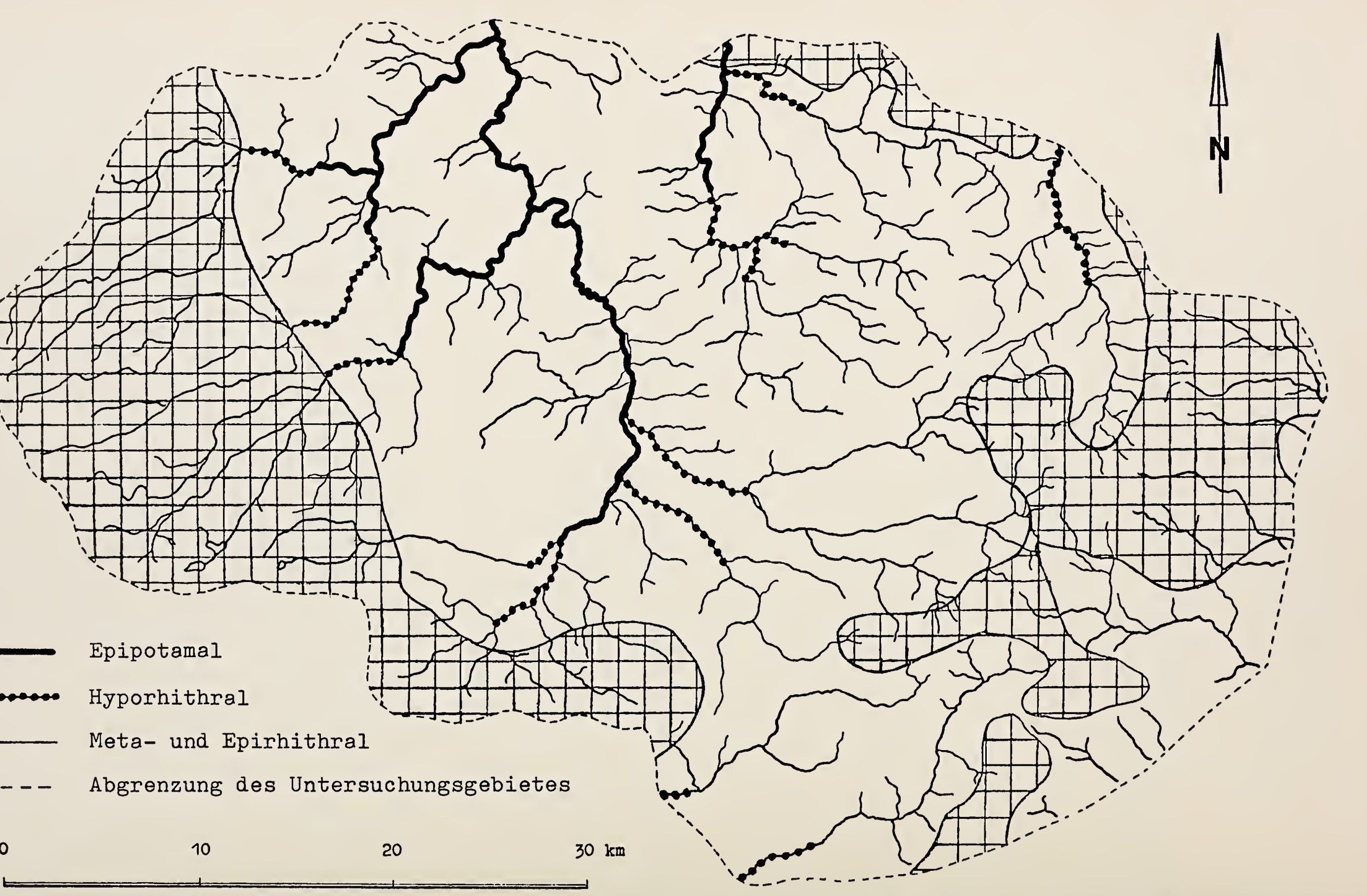


Abb. 3: Gliederung der Fließgewässer und Geologie des Untersuchungsgebietes. Fläche kariert = Basaltschild des Vogelsberges im Westen, Basalt- und Phonolithgebirge über Triasrestschichten im Süden, Osten und Norden. Fläche nicht kariert = Teil der Hessischen Buntsandsteintafel.

Forellenregion und der Äschenregion) und die Mündung der Fliede (= Grenze zwischen Äschen- und Barbenregion, Abb. 3).

Nirgends sonst im Verlauf des Fließgewässers tritt ein ähnlich abrupter Wechsel der Fauna auf wie zwischen der unteren Salmoniden- und der Barbenregion. Offensichtlich haben wir hier biozönotisch die Entsprechung für den biotopmäßigen und geographischen Unterschied zwischen „Bach" (= Oberlauf) und „Fluß" (= Unterlauf). Eine ganz erhebliche Zahl von Tierarten, Gattungen und selbst Familien findet gerade hier ihre Verbreitungsgrenze.

Aus bestimmten Gründen schlug Illies (1961 b, 1973) vor, die für Mitteleuropa traditionellen Namen Salmoniden- und Cyprinidenregion aufzugeben und statt dessen die Begriffe Rhithral (für den Bachbiotop und Rhithron für die darin lebende Biozönose) beziehungsweise Potamal (für den Flußbiotop und Potamon für die Biozönose) einzuführen. Die Gliederung der Gewässer des Untersuchungsgebietes in diese ökologischen Einheiten (Abb. 3) erfolgte nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda (1964), Illies (1953) und K. Müller (1951).

Tabelle 2: Gliederung des Laufes der Fließgewässer (nach Illies 1961 a, 1973, K. Müller 1951 und Steffan 1965)

Leitform	Ältere Bezeichnung		Neue Bezeichnung des Typus nach Illies	
	Quell-Region	Quell-Region		
Salmo trutta fario	Obere Salmoniden-Region	Obere Forellen-Region	Epirhithral	
Salmo trutta fario	Mittlere Salmoniden-Region	Untere Forellen-Region	Metarhithral	Rhithral
Thymallus thymallus	Untere Salmoniden-Region	Äschen-Region	Hyporhithral	
Barbus fluviatilis	Oberlauf Cypriniden-Region	Barben-Region	Epipotamal	
Abramis brama	Unterlauf Cypriniden-Region	Brassen-Region	Metapotamal	Potamal
Acerina c., Pleuronectes flesus	Kaulbarsch-Flunder-Region	Kaulbarsch-Flunder-Region	Hypopotamal	

Der übersichtlichen Aufteilung des gesamten Fließwasserlaufes in Bachabschnitt (Rhithral) und Flußabschnitt (Potamal) liegen durchschnittliche Meßwerte zugrunde. Wir finden aber in kurzen Gewässerabschnitten und bei speziellen Messungen Bedingungen vor, die weit vom Mittelwert der Region abweichen können. Gehen wir an einem Bach entlang, so finden wir regelmäßig Strecken mit relativ schneller Strömung, lotische Bezirke, und auch Abschnitte mit langsamem Abfluß, lenitische Bezirke. Die Länge dieser Bezirke verändert sich in der Fließrichtung. Während im Bach die „Schnellen" deutlich länger sind als die „Kolke", bilden im Unterlauf die Ruhigwasserbezirke fast den ganzen Lauf, die Schnellen treten nur noch als kurze Unterbrechungen meist in Form von Wehren auf.

Im folgenden sollen die wesentlichen Merkmale der einzelnen Regionen der Fließgewässer dargestellt werden (teilweise nach Illies 1961 a und b, K. Müller 1951, Strenzke, 1963, Ulmer 1923):

a) Die Quellregion ist im Sommer die kälteste und im Winter die wärmste Zone des Fließgewässers. Das Grundwasser, das hier an die Erdoberfläche kommt, hat bei sehr geringer Amplitude der Temperatur-Monatsmittel eine Jahresdurchschnittstemperatur von etwa 7—10° C. Sowohl lenitische und rheophile Wasserorganismen als auch feuchtigkeitsliebende Lufttiere kommen zusammen vor.

b) Die Bachregion zeigt die Merkmale des Fließgewässers am deutlichsten. Lotische Bezirke überwiegen auffällig.

Rhithral: Infolge der starken Strömung besteht der Untergrund aus Felsblöcken, grobem Geröll (Epirhithral: Strömungsgeschwindigkeit bis zu 120 cm/sec.), Kiesel und Sand (Metarhithral: 35 cm/sec.). Wegen der unterschiedlichen Sedimentation treten Wirbelbildungen und rückläufige Strömung auf. Auch durch Bildung von Strömungsschatten an den aus dem Wasser ragenden Steinen ist die Bewegung des Wassers in den kleineren Bereichen des Gewässers sehr unterschiedlich. Die Teilchengröße des Substrates im Hyporhithral (Kies, Sand und etwas Schlamm) weist auf die geringere Strömungsgeschwindigkeit von etwa 12—20 cm/sec. hin.

Insgesamt herrscht überall infolge der geringen Tiefe, der starken Turbulenz und hohen Strömungsgeschwindigkeit eine O_2-Sättigung. Die Wasserführung ist relativ konstant. Das Licht gelangt bis zum Gewässerboden.

Die Jahresamplitude der Monatsmittel der Wassertemperatur wächst mit zunehmender Quellentfernung. Das Rhithral reicht von der Quelle bis zur Temperaturamplitude von etwa 20° C.

Rhithron: Im Gegensatz zur Quellregion zeigt die Vegetation wegen der starken Strömung nur eine geringe Entfaltung. Von großer Bedeutung als „Weide" vieler Benthosorganismen sind die Diatomeenüberzüge auf den untergetauchten Steinen. Im Strömungsschatten der Steine halten sich viele Algen und die dichten flutenden Büschel von *Fontinalis antipyretica*. An langsam strömenden Stellen sind *Callitriche* spec. und *Ranunculus fluitans* (besonders in der Äschenregion) zu finden. Während *Petasites hybridus* ganze Bachstrecken im Epi- und Metarhithral begleitet oder überwächst, zeigt das Meta- und Hyporhithral in natürlichen Abschnitten einen regelmäßigen lockeren Uferbestand von Alnus- und Salixgehölzen sowie Bachröhrichtbestände mit *Glyceria* spec. und *Calamagrostis* spec. Auf den aus dem Wasser ragenden Steinoberseiten befinden sich andere Moosarten als auf den teilweise oder ständig untergetauchten Steinseiten (Wuchszonen).

Die Zoozönose besteht aus mehr oder weniger kaltstenothermen, rheobionten und polyoxybionten Organismen.

Charakt. Tierformen: Ephemeroptera (Ecdyonuridae, Ephemerellidae, Leptophlebiidae), Plecoptera (Leuctridae, Nemouridae), Diptera (Blepharoceridae, Simu-

liidae), Coleoptera (Elmidae, Helodidae), Trichoptera (Rhyacophilidae, Odontoceridae, Glossosomatidae, Philopotaminae), Gastropoda (Ancylidae). Pisces (Charakterarten des Epirhithrals sind: *Salmo trutta fario,* Bachforelle; *Salmo irideus,* Regenbogenforelle; *Cottus gobio,* Koppe; *Lampetra planeri,* Bachneunauge; u. a. Charakterarten des Metarhithrals sind: *Phoxinus phoxinus,* Elritze; *Nemachilus barbatulus,* Schmerle; *Anguilla anguilla,* Aal; u. a. Für das Hyporhithral sind charakteristisch: *Thymallus thymallus,* Äsche; *Squalius cephalus,* Döbel; *Gobio gobio,* Gründling; *Esox lucius,* Hecht; u. a.).

c) *Die Flußregion* der Fulda reicht nur mit dem Epipotamal in das Untersuchungsgebiet (Abb. 3). Die Ruhigwasserabschnitte dominieren und sind oft viele hundert Meter lang, tief und schlammig. Hier und da durchzieht eine Stromschnelle mit grobem Schotter, Kies und flachem Wasser den Fluß.

Potamal: Die überwiegend langsame Strömung (etwa 10–15 cm/sec) bedingt eine ausgeprägte Sedimentation von Sand und Schlamm in den oberen Flußstrecken daneben noch Schotter und Kies. Die Strömung verläuft mehr oder weniger laminar, nicht gestört durch Steine, die aus dem Wasser ragen. Die Strömungsgeschwindigkeit ist auf der Flußsohle niedrig. Das Gewässer ist viel breiter geworden. Der Wasserstand ist viel höher als im Rhithral. In der Tiefe besteht Sauerstoff-Defizit durch Faulschlamm und zu geringe Durchmischung des Wassers. Auf dem Grund kommt es zu teilweiser bis völliger Lichtextinktion.

Das Potamal hat mehr als 20° C Temperaturamplitude der Monatsmittel.

Potamon: Die Ufervegetation besteht aus Röhrichtbeständen und Gehölzen von *Salix* spec. und *Alnus glutinosa.* Im Wasser findet man streckenweise üppigen Bewuchs von *Ranunculus fluitans, Callitriche* spec., *Elodea canadensis* u. a.

Das Epipotamon ist durch einen einschneidenden Faunenwechsel gegenüber dem Hyporhithron gekennzeichnet. Das Plankton ist in Buchten und Altwasserarmen stellenweise reich entwickelt. Unter den Benthos- und Nektontieren sind eurytherme und rheotolerante Arten mit großer ökologischer Valenz, deren eigentliches ökologisches Optimum in stehenden Gewässern liegt und die nicht im Rhithral vorkommen, charakteristisch.

Einige kennzeichnende Tierformen: Ephemeroptera (Siphlonuridae, Potamanthidae), Plecoptera (Perlidae), Diptera (Chironomariae, Culicidae, Tabanidae), Hemiptera (Notonectidae), Coleoptera (Haliplidae, Dytiscidae), Trichoptera (Leptoceridae, Hydroptilidae), Pisces *(Barbus barbus,* Barbe; *Gasterosteus* spec., Stichling; *Tinca tinca, Schleie; Acerina cernua,* Kaulbarsch; *Lota lota,* Quappe; u. a.).

3. Der Aufbau des Ökosystems Fließgewässer (Querprofil)

Jedes Fließgewässer als übergeordnetes Ökosystem zeigt nicht nur in seinem Lauf eine Gliederung in ökologische Einheiten, sondern ist auch in seinem vertikalen Aufbau ein „hierarchisches Biozönsystem" (Steffan 1965). Betrachten wir einen Fließgewässerquerschnitt, so können wir im Gegensatz zum tiefen stehenden Gewässer nur eine sehr geringe Schichtung erkennen.

Ein Neuston gibt es im allgemeinen im Rhithron nicht, nur im Strömungsschatten mancher Steinblöcke oder in strömungsgeschützten kleinen Uferbuchten können sich einzelne Organismen dieser Stratozönose halten (z. B. Stoßwasserläufer, Veliidae). Das Nekton des Fließgewässers ist durch mehrere charakteristische Fischarten vertreten. Die Organismengruppe des Plankton fehlt im

Tabelle 3: Bestand an Brutrevieren der Wasseramsel im Untersuchungsgebiet (1965 bis 1972)

UGL Länge der untersuchten Gewässer in km, I ständig besetzte Brutreviere, II nicht ständig besetzte Brutreviere, III nach 1950 aufgegebene Brutreviere, IV vor 1950 aufgegebene Brutreviere.

	Epi- u. Metarhithral					Hyporhithral					Epipotamal					Insgesamt				
Flußsysteme	UGL km	I	II	III	IV	UGL km	I	II	III	IV	UGL km	I	II	III	IV	UGL km	I	II	III	IV
Schlitz	57	8	7	7	9	10	2	1	3	1	21		1		1	88	10	9	10	11
Lüder	46	3	5	6	5	4		1	1	1	17	4	6		1	67	7	12	7	7
Fliede	54	4	6	9	13	17	3	3		1	9			2	1	80		9	11	15
Fulda: übriger Teil bis zur Mündung der Schlitz	65	20	9	6	6	10	5	2	1		32	2		4		107	26	12	11	6
Haune: bis nach der Mündung der Nüst	48	9	4	8	6	12	3	3	1	4	8	1		1		68	13	7	10	10
Ulster: bis nach der Mündung des Scheppenbaches	33	6	4	1	3	4	1	2		1						37	7	6	1	4
Oberlauf der Rhönbäche zur Fränkischen Saale	69	14	17	11	8	6	3									75	17	17	11	8
Gesamtes Untersuchungsgebiet	372	64	52	48	50	63	17	12	6	8	87	7	7	7	3	522	87	72	61	61

Rhithron ganz, tritt aber im Potamon auf und wird hier ständig ergänzt aus den Beständen in den Buchten und mit dem Fluß verbundenen Altwässern. Der wichtigste Unterschied der Fließgewässer zum See besteht darin, daß nahezu die gesamte tierische wie pflanzliche Besiedlung dieses Lebensraumes zum Benthos gehört (Schwoerbel 1966).

II. Die autökologische Kennzeichnung der Wasseramsel

1. Die Verteilung der Brutreviere im Untersuchungsgebiet

a) *Vergleich der Flußsysteme*

Als erste Aufgabe der ökologischen Erforschung der Vogelwelt bezeichnet Palmgren (1941) die Festlegung der Vogelbestände. Die Kenntnis der Verteilung der Brutreviere im Populationsgebiet gibt uns die ersten Hinweise auf Beziehungen zu bestimmten Umweltbedingungen. Die Bestandskarte der Brutreviere (Abb. 2) zeigt an, daß sich die Paare im Gewässernetz des Untersuchungsgebietes ungleichmäßig angesiedelt hatten. Aus Tabelle 3 sind die unterschiedlichen Bestandszahlen der einzelnen Flußsysteme zu ersehen.

b) *Verteilung in den Flußsystemen in Beziehung zur Höhenlage*

Auch die Verteilung der Brutreviere innerhalb der Flußsysteme war nicht gleichmäßig. Im Flußsystem der Fulda konnte ich eine Konzentrierung der Brutreviere zwischen 235—350 m feststellen (Abb. 4). Den am niedrigsten gelegenen Nistplatz des Fuldasystems und des Untersuchungsgebietes fand ich an der Lüder in 235 m, den am höchsten gelegenen unweit der Fuldaquelle in 750 m ü. NN.

In der Literatur werden nur die Grenzen der vertikalen Verbreitung, aber nicht die Verteilung der Reviere im Lauf der Gewässer bei verschiedener Höhenlage angegeben. Nach Wichtrich (1937) kommt die Wasseramsel in dem der Rhön benachbarten Thüringer Wald bis 800 m vor. Ähnlich wie in meinem Untersuchungsgebiet ist *Cinclus* im Westharz (Skiba 1967) bis in etwa 550 m ü. NN verbreiteter Brutvogel, von da bis 700 m brütet er selten und über 700 m sehr selten. Dagegen berichtet Süß (1972), daß im Mittelerzgebirge 17 von ihm gefundene Brutreviere in 400—887 m (9 davon in 777—887 m) lagen. Die Grenze der Höhenverbreitung liegt nach Creutz (1966) in den Mittelgebirgen bei 800—1 000 m, in den Alpen bei etwa 2 000 m ü. NN; er sagt weiter: „Als untere Verbreitungsgrenze nennen mehrere Faunisten übereinstimmend 300 m". Diese Feststellung trifft für mein Untersuchungsgebiet nicht zu, wo die geschlossene Besiedlung bis hinab in 235 m reicht.

c) *Unterschiedliche Besiedlungsdichte*

Entsprechend der linearen Verbreitung der Wasseramsel kann die Dichte der Besiedlung in Brutpaare/Gewässerkilometer ausgedrückt werden. Im Vergleich der drei Gewässerregionen des Untersuchungsgebietes betrug die Siedlungsdichte:

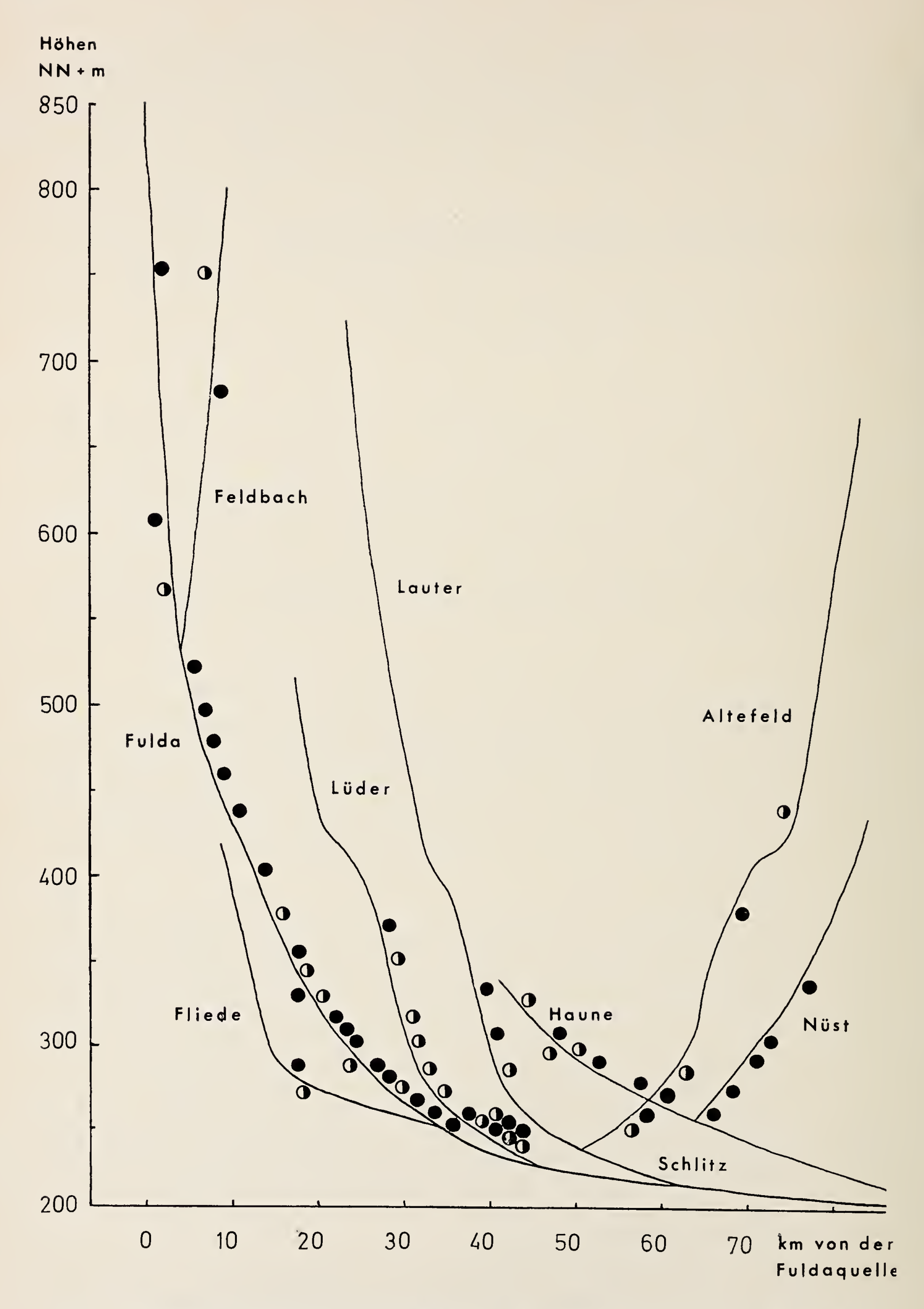


Abb. 4: Höhenverhältnisse im Flußsystem der oberen Fulda und die Lage der Brutreviere von *Cinclus* (Gewässerverlauf nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda 1964). Brutreviere ○ = ständig besetzt, ● = nicht ständig besetzt.

Epi- und Metarhithral	1 Brutpaar / 4,1 km Gewässer
Hyporhithral	1 Brutpaar / 2,7 km Gewässer
Epipotamal	1 Brutpaar / 8,7 km Gewässer
Untersuchungsgebiet durchschnittlich	1 Brutpaar / 4,2 km Gewässer

Demnach war das Rhithral (insbesondere das Hyporhithral) im Untersuchungsgebiet am dichtesten besiedelt. *Das Ökosystem des Rhitrals ist der typische Lebensraum der Wasseramsel.* Zusammenfassend ergab sich für das Rhithral im Untersuchungsgebiet eine Siedlungsdichte von 1 Brutpaar/ 3,8 km.

Diese Berechnung konnte bei Zugrundelegung größerer Gewässerabschnitte oder Flußsysteme nicht zur Bestimmung der durchschnittlichen Revierlänge verwendet werden, da mehr oder weniger große Gewässerstrecken stets oder zeitweise unbesiedelt waren. Dies traf besonders für das Epipotamal zu, welches die deutlich geringste Besiedlungsdichte hatte. Brauchbare Näherungswerte der durchschnittlichen Revierlänge erhielt ich mit diesem Verfahren nur dort, wo die Reviere unmittelbar aneinandergrenzten und ein geschlossenes Siedlungsband bildeten (siehe Kapitel Reviergröße). Dann konnten bei Untersuchung relativ kurzer Gewässerabschnitte Besiedlungsdichte und durchschnittliche Revierlänge einander entsprechen. Schon Schuster (1953) hat in der Gefällszone des östlichen Vogelsberges die Siedlungsdichte bestimmt und fand an einer 4,1 km langen Bachstrecke meist 4 Paare, was eine Besiedlungsdichte bzw. durchschnittliche Revierlänge von etwa 1 Brutpaar/1 km ergibt.

Bei den bisherigen Bestandsaufnahmen der *Cinclus*-Populationen wurde die angegebene limnologische Gliederung der Fließgewässer nicht berücksichtigt. Doch dürfte es sich bei den Fließgewässern, in denen Zählungen vorgenommen wurden, um Rhithralabschnitte handeln. Die Auswertung der von Moll (1967) und Mitarbeitern an der Rur und ihren Nebengewässern und der von H. Kramer (1968 a) und Mitarbeitern an der Ahr und Erft durchgeführten Bestandserhebungen ergab Siedlungsdichten für die Brutzeit, die nahe bei dem eigenen festgestellten Dichtewert für das Rhithral liegen. Der Vergleich dieser Werte mit den eigenen ist deshalb ungenau, weil jene Zählungen nicht auf der Anzahl der Brutpaare, sondern auf der Zahl der beobachteten Wasseramseln beim Abschreiten der Bachläufe beruhen.

Klein und Schaack (1972) haben den Wasseramselbestand (Anzahl der Brutpaare) des Flußsystems der Kinzig (Main), das im Südwesten unmittelbar an mein Untersuchungsgebiet angrenzt, ermittelt. Sie legten ihrer Berechnung 260 km der Gesamtlänge von 472 km des Kinzigsystems zugrunde, weil nur in dieser Teilstrecke „aufgrund der Gefälleverhältnisse, der Wassertiefe, Bachbreite und auch Ufervegetation mit dem Vorkommen der

Wasseramsel zu rechnen ist". In dieser ungefähr das Rhithral der Kinzig erfassenden Strecke stellten sie eine Siedlungsdichte von durchschnittlich 1 Brutpaar/3,7 km Gewässerlänge fest, die recht genau dem eigenen Dichtewert von 1 Brutpaar/3,8 km für das Rhithral entspricht.

2. Ursachen der unterschiedlichen Besiedlungsdichte

a) Anthropogene Einflüsse

(1) Baumaßnahmen

Solange der Mensch Holz-, Stein- und Metallbrücken und Mühlen an den Gewässern errichtete sowie Ableitungsgräben zur Bewässerung oder zum Antrieb der Mühlräder schuf, schädigte er die Lebewelt kaum, er förderte eher damit die Biozönosen durch die Entstehung neuer Rheobiotope. Sowohl *Cinclus* wie auch die Flußperlmuschel *(Margaritifera margaritifera)* und der Flußkrebs *(Astacus fluviatilis)* nutzten im Untersuchungsgebiet diese für sie besonders günstigen Brut- und Nahrungsstellen und vermehrten sich.

Im Gegensatz dazu wirkten sich aber die anthropogenen Einflüsse an Fließgewässern seit Beginn der Industrialisierung immer mehr zum Schaden und in manchen Gewässern schon zur Vernichtung der Lebensgemeinschaften aus.

Durch Stillegung und Umbau der Mühlen, durch Begradigung und Ausbau der Fließgewässer und das Abschlagen der Ufergehölze wurden im Laufe der vergangenen Jahrzehnte zahlreiche Reviere im Untersuchungsgebiet von der Wasseramsel aufgegeben, vor allem im östlichen Vogelsberg und im Flußsystem der Fliede. Nur im Mittel- bis Unterlauf der Lüder (im Epipotamal) fand ich in Betrieb befindliche Wassermühlen. Hier brütete auch noch im Mühlengebäude (in Radkammern) oder nahe an der Mühle jeweils ein Wasseramselpaar, wie es in früheren Zeiten im Gebiet allgemein gewesen sein muß. Auf der Bestandskarte (Abb. 2) fallen diese Reviere deutlich auf, weil in der Umgegend alle anderen entsprechenden Mühlenbiotope durch den Menschen bereits vernichtet worden sind.

Die verschiedenen Baumaßnahmen an Fließgewässern waren in den vergangenen Jahrzehnten und sind noch heute die für die Bestandsabnahme der Wasseramsel bedeutungsvollsten Umweltfaktoren. Die große Zahl der aufgegebenen Brutreviere (Tab. 3) ist die Folge der menschlichen Bautätigkeit. Folgende Maßnahmen wirken bestandsmindernd:

Umbau von Mühlen: Entfernung der Mühlräder, Einbau von Turbinen, Ausfugen der Mauern, Entfernung der Radkammern u. a.; Zuschütten der Mühlgräben; Abschlagen der Ufergehölze; technischer Gewässerausbau der Bauämter: Regulationen, Begradigungen, Befestigungen der Ufer besonders durch Beton- und Steinpackungen; Beseitigung der Holz-, Stein- und Metallbrücken, Bau von Betonbrücken ohne Nischen und Höhlungen. Für andere

Gebiete führte auch die Wasserentnahme aus Fließgewässern durch die Industriebetriebe und E-Werke zur Aufgabe vieler Wasseramselreviere (Richter 1962).

(2) Verunreinigung des Wassers

Im Wasser liegende Eimer, Autoreifen, Ziegelsteine, Autowracks und ähnlicher Müll stören die Wasseramsel nicht, wirken manchmal sogar begünstigend, weil diese Teile als Jagdansitz verwendet werden. Dagegen stellt die zunehmende chemische Verunreinigung des Wassers eine große Gefahr für den Bestand dar. Im älteren wie im neuen Schrifttum findet man allgemein die Feststellung, daß *Cinclus* „reines Wasser" benötige (schon Chr. L. Brehm 1822). Nach Kramer (1968) darf man die Wasseramsel ,,mit gutem Recht als limnologischen Indikator für saubere Mittelgebirgsbäche" betrachten. Entsprechend findet man seit der zunehmenden Gewässerverschmutzung den Hinweis, daß *Cinclus* verunreinigte Gewässer verläßt und meidet. Man ist allgemein der Ansicht, daß die Bestandsabnahme der Wasseramsel in erster Linie auf die Verschmutzung der Fließgewässer zurückzuführen sei (Gebhardt-Sunkel 1954, Creutz 1966, Löhrl 1968). Als Begründung wird angeführt, daß die Nahrungstiere durch die Abwässer zugrunde gehen. „Ihre Nahrung — Krebse, Larven und sonstiges Wassergetier — findet die Wasseramsel nur in sauberem Wasser" (Gülle 1971). Nach Fischer (1914) ist die Wasseramsel ein Kulturflüchter: „Er verträgt sich nicht mit der Nachbarschaft von Fabriken."

Nach der biologischen Wasseranalyse durch Liebmann (1962) werden die durch organische Verunreinigungen belasteten Fließgewässer unter Angabe von Leitorganismen in Wassergüteklassen oder Zustandsklassen eingeteilt (Tab. 4). Von den Nahrungstieren der Wasseramsel reagieren z. B. *Rhithrogena semicolorata, Oligoneuriella rhenana* und *Planaria gonocephala* als typische Reinwasserformen außerordentlich empfindlich auf jede Wasserverunreinigung. Andere freilich, wie *Haprophlebia lauta* oder die Gattung *Hydropsyche,* sind auffallend resistent gegen eine solche. Auch *Perla bipunctata* kann, wenn genügend Sauerstoff vorhanden ist, z. B. im steinigen Bachbett mit stärkerer Strömung, erhebliche Mengen von organischer Verunreinigung ertragen. *Gammarus pulex* kommt ähnlich wie die Wasserassel *Asellus aquaticus* sowohl in reinen als auch in belasteten Fließgewässern vor. Der Schlammegel *Herpobdella octoculata* ist regelmäßig im Vorfluter unterhalb der Einleitung städtischer Abwässer und solcher organischer Art aus Fabriken anzutreffen. Es sind also selbst im stark verunreinigten Fließgewässer (Zustandsklasse III), besonders in den lotischen Bezirken, noch einige Nahrungstierarten der Wasseramsel vorhanden.

Bisher fehlen Angaben darüber, welcher Grad der Verunreinigung des Wassers die Wasseramsel zur Aufgabe der Reviere zwingt. Kommt *Cinclus* nur in „natürlichen" Gewässern mit reinem Wasser vor? Schon zur Zeit meiner Untersuchungen wurden die meisten Fließgewässer des Untersuchungsgebietes durch häusliche und gewerbliche Abwässer verunreinigt. Wie die Abbildung 5 zeigt, führte nur noch das Epirhithral der meisten Bäche im strengen Sinne sauberes Wasser. Die meisten größeren Gewässer waren oligo- und mesosaprob, einige Gewässerabschnitte sogar polysaprob.

Tabelle 4: Zustandsklassen der Wasserverunreinigung und Vorkommen der Wasseramsel

Zustands-klassen	Einige Leitorganismen und häufige Tiere dieser Klassen (nach Liebmann 1962), zum größten Teil Nahrungstiere der Wasseramsel	Brutvorkommen der Wasseramsel
I oligosaprob kaum verunreinigt	*Fontinalis antipyretica*, Quellmoos *Planaria alpina*, *P. gonocephala*, Strudelwurm *Margaritifera margaritifera*, Flußperlmuschel Ephemeroptera, Eintagsfliegenlarven { *Oligoneuriella rhenana*, *Rhithrogena semicolorata*, *Ecdyonurus fluminum* *Helmis maugei*, Hakenkäfer Trichoptera, Köcherfliegenlarven { *Agapetus fuscipes*, *Goera pilosa*, *Apatania muliebris u. a.*	regelmäßig, Nahrungsplätze im Haupt- und evtl. im Nebengewässer, hohe Siedlungsdichte
II β-mesosaprob mäßig verunreinigt	*Polycelis cornuta*, Strudelwurm *Ancylus fluviatilis*, Flußnapfschnecke *Pisidium cinereum*, Erbsenmuschel Ephemeroptera, Eintagsfliegenlarven { *Cloeon dipterum*, *Habrophlebia lauta*, *Hydropsyche lepida*, *Potamanthus luteus*	regelmäßig, Nahrungsplätze im Haupt- und evtl. im Nebengewässer, hohe Siedlungsdichte
III α-mesosaprob stark verunreinigt	*Chironomus plumosus*, Zuckmückenlarve *Herpobdella octoculata*, Schlammegel *Asellus aquaticus*, Wasserassel	wechselnd, abhängig von nahrungsreichen Nebengewässern, mittl. Siedlungsdichte
IV polysaprob außerordentlich stark verunreinigt	*Sphaerotilus natans*, Abwasserpilz *Tubifex tubifex*, Roter Schlammwurm *Chironomus thummi*, Rote Zuckmückenlarve	selten, nur wenn nahrungsreiche Nebengewässer vorhanden, sehr geringe Siedlungsdichte

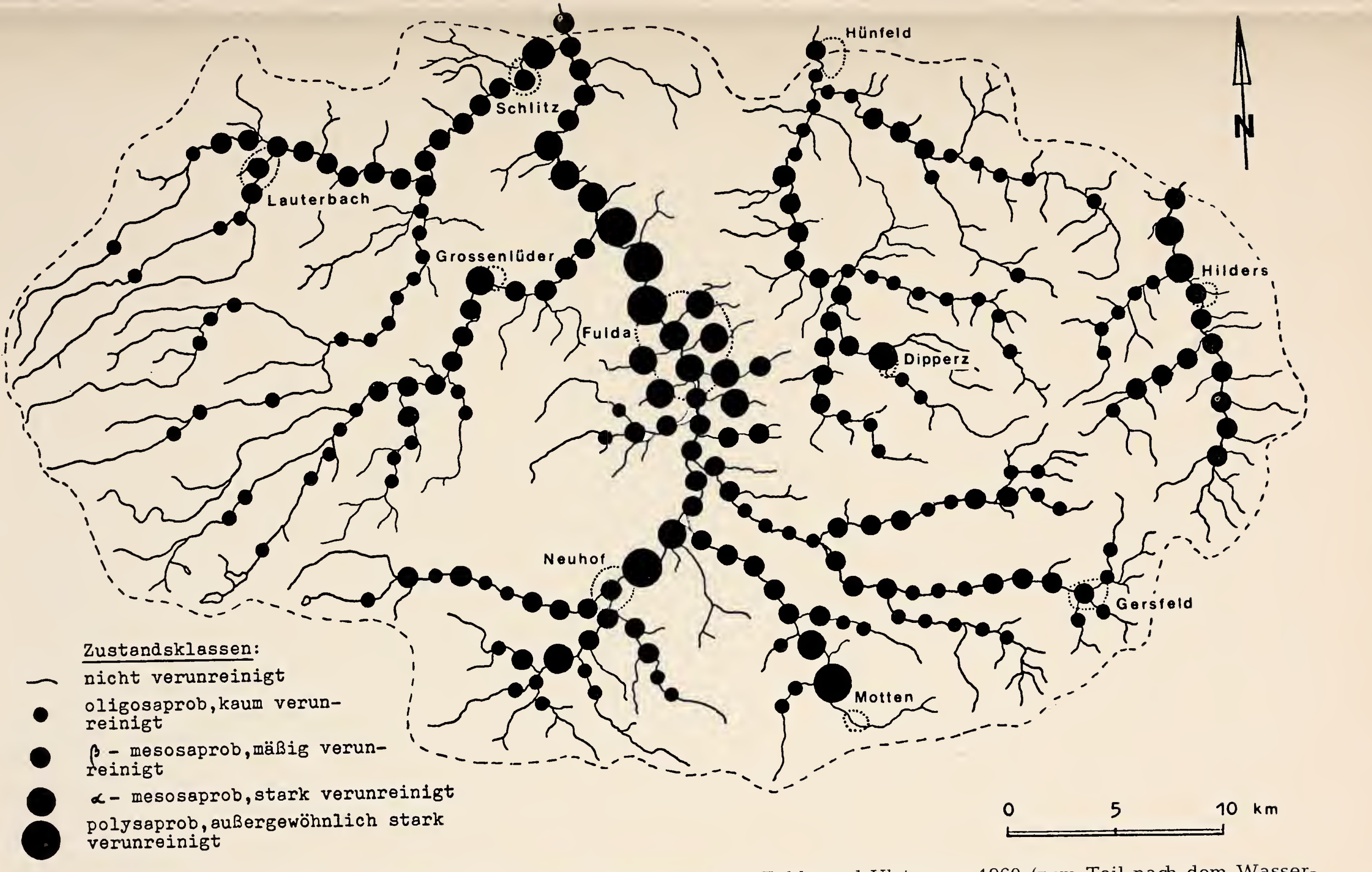


Abb. 5: Zustandsbild der Wasserverunreinigung in den Flußsystemen der Fulda und Ulster um 1960 (zum Teil nach dem Wasserwirtschaftlichen Rahmenplan Fulda 1964 und Angaben des Wasserwirtschaftsamtes Kassel). Orte mit einem besonders starken Abwasseranfall sind mit Namen bezeichnet und durch eine punktierte Linie umgrenzt.

Döllbach und Fulda habe ich speziell im Hinblick auf die Wirkung der Abwässer auf den *Cinclus*-Bestand untersucht.

Zur Zeit der Untersuchung wurde der Döllbach durch eine im Quellgebiet gelegene Brauerei fortlaufend mit ungeklärten fäulnisfähigen organischen Abwässern erheblich verunreinigt. Der Zustand des Oberlaufs bis zur Einmündung des von Altenhof kommenden Baches war polysaprob, kenntlich vor allem an der starken Verbreitung der Abwasserpilze und des Massenvorkommens der Tubificiden. Erst im Unterlauf oberhalb von Kerzell hatte der Fluß durch die Selbstreinigung fast den oligosaproben Zustand wieder erreicht. Dies zeigte die reich entwickelte Biozönose, insbesondere ein Restbestand der Flußperlmuschel *(Margaritifera margaritifera)* und des Flußkrebses *(Astacus fluviatilis)*, an (Jost 1971 b). Trotz der erheblichen Verunreinigung des Wassers hielten sich (unterstützt durch Nistkästen) die Wasseramseln im Döllbach. Regelmäßig brüteten 3 Paare zweimal jährlich, ein weiteres Paar gelegentlich. Das oberste Paar nistete im Bereich des Übergangs des polysaproben zum mesosaproben Abschnitt. Nahrungstiere holten diese Vögel aus den einmündenden nahrungsreichen sauberen Wiesengräben und Bächen oder weiter unterhalb in lotischen Strecken.

Die beiden anderen Paare hatten im mesosaproben Mittellauf des Döllbachs ihre Reviere und fanden vor allem an den Stellen mit flachem und stark strömendem Wasser ausreichend Nahrung. Durch die Strömung wurde das Wasser mit Sauerstoff angereichert und viele Insektenlarven (Trichopteren, Ephemeropteren, Dipteren) befanden sich auf den Steinen des durch Faulschlamm verunreinigten Benthals.

Auch andere Benthosanalysen (siehe Kapitel Ernährungsökologie), die ich oberhalb und unterhalb von menschlichen Siedlungen im Untersuchungsgebiet vorgenommen hatte, ergaben, daß durch Einleitung organischer Abwässer der Bestand an Benthostieren vermehrt werden kann. Dies entspricht den Angaben von M. L. Albrecht (1959), die in der Leine unterhalb Heiligenstadt nach Individuenzahl und Artenzahl deutlich höhere Werte erhielt als oberhalb der Stadt im sauberen Wasser. Wie bei meinen Untersuchungen wurden auch hier *Asellus aquaticus, Herpobdella octoculata, Gammarus* spec. u. a. in mesosaproben Gewässerstrecken oft häufiger gefunden als in nicht verunreinigten .

Daß organische Verunreinigung der Gewässer (z. B. durch häusliche Abwässer) zu einer Eutrophierung und dadurch zur Vermehrung der Nahrungstiere führen kann, konnte ich im Winter feststellen. Wasseramseln waren manchmal an solchen Stellen nahrungssuchend zu beobachten, wo Abwässer von Gehöften, Siedlungen und Betrieben in die Gewässer einmündeten, weil manche Nahrungstiere in Menge vorkamen und das warme Schmutzwasser offene Wasserstellen im Eis freihielt (ähnliche Beobachtungen machten Creutz 1966, Czerlinsky 1964, Heimann 1948).

Es ist nicht zutreffend, daß ein hoher Reinheitsgrad des Fließgewässers mit hoher Produktivität gleichzusetzen sei, beziehungsweise, daß verunreinigtes Wasser grundsätzlich nahrungsarm oder ohne Nahrung für die Wasseramsel wäre. Sehr saubere Gewässer können vielmehr, jedenfalls wenn in ihnen Kalkmangel herrscht, nicht von vornherein als ertragreich bezeichnet werden. Andererseits zeigen nach limnologischen Befunden verunreinigte Fließgewässer manchmal ungewöhnlich hohe Erträge an Benthostieren (Jens 1969).

Der Fuldafluß war beim Eintritt in das Stadtgebiet von Fulda bei Kohlhaus mesosaprob. Ähnlich wie im mittleren und unteren Döllbach befand sich in den lotischen Bezirken im Benthal eine reiche Fauna (Larven von *Rhyacophila* spec., Ephemeropterenlarven, *Ancylus fluviatilis, Gammarus* spec.). Das ständig in einer Mauer eines Seitenkanals in einem Fabrikgelände nistende Wasseramselpaar sammelte entweder an den beschriebenen Flachwasserstellen im Fuldafluß oder in dem oligosaproben, hier einmündenden Gieselbach seine Nahrung. Weiter abwärts kamen keine Wasseramseln mehr vor. Im eigentlichen Stadtgebiet hatten sie wegen der Uferregulierungen und dem Ausbau der Brücken keine Brutmöglichkeit mehr. Giftige und ölhaltige Industrieabwässer und Schmutzwasser der Haushalte wurden in den Fluß geleitet. Der gewerbiiche Abwasseranfall der Stadt Fulda betrug 1959 über 5 Millionen m³/Jahr. Das Wasser der Fulda am Stadtausgang bei Horas hatte trübgraue Färbung und führte am Grunde eine dicke bakterienreiche Faulschlammschicht. Durch Selbstreinigung entstand bald Sauerstoffschwund im Wasser, der die Biozönose zum Absterben brachte. Im Benthos fand ich nur noch Chironomidenlarven, *Herpobdella octoculata* und *Asellus aquaticus,* die entsprechend der zunehmenden Sauerstoffzehrung an Individuenzahl bald erheblich abnahmen. Die Wasseramseln hatten offenbar diesen Gewässerabschnitt aus Nahrungsmangel verlassen, zumal auch die einmündenden Nebengewässer polysaprob waren. Die beiden ehemaligen Reviere in Horas (das alte Nest fand ich noch im Durchfluß unter der Mühle) und bei Gläserzell waren schon vor einigen Jahren aufgegeben worden.

Untersuchungen über die Toxizität der Bestandteile des Abwassers zeigen, daß die Nährtiere der Fische, die zum größten Teil auch Nahrungstiere von *Cinclus* sind, für die Konzentrationen dieser Abwasserstoffe unterschiedliche kritische Schwellenwerte besitzen (Denzer 1959). So kann *Epeorus assimilis* bei einer Verunreinigung durch Ammoniak bei 35 mg/l, *Gammarus pulex* bei 45 mg/l und *Tubifex tubifex* bei 90 mg/l gerade noch existieren. Für Benzin im Abwasser liegen die Werte für diese Tiere in derselben Reihenfolge bei 80, 70 und 120 mg/L. Ammoniak kommt mit häuslichen, ländlichen und industriellen Abwässern, Benzin durch Tankstellen, Kraftfahrzeugparks und die Autowäsche in die Vorfluter. Erhöht sich der Wert über den Schwellenwert, so sterben die Nährtiere oder wandern ab. Fische und Wasseramseln finden dann keine Nahrung mehr. Ob *Cinclus* die noch in stark verunreinigten Gewässern vorkommenden Tubificiden aufnimmt, konnte ich nicht nachweisen. Bei Fütterungsversuchen im Käfig haben sie diese Tiere verzehrt.

Für die Beurteilung des Abwassereinflusses ist es wichtig, neben der Art und Menge der Abwässer auch die Strömung zu beachten. So war 1959 der gewerbliche Abwasseranfall von Gersfeld (Abb. 5), im Oberlauf der Fulda, um etwa eine halbe Million m³/Jahr höher als der von Neuhof an der Fliede.

Da die Fulda bei Gersfeld aber eine starke Strömung hatte (Epirhithral!), trat kein Sauerstoffmangel auf, und die Besiedlung des Benthal war reich. Direkt unterhalb von Gersfeld fand ich Brutreviere der Wasseramseln. Dagegen war die Fliede unterhalb Neuhof ein langsam strömender, tiefer und breiter Fluß (Epipotamal). Trotz einer günstig gelegenen alten Mühle, geeigneter Nistgelegenheit und einem Wehr hatten sich hier keine Wasseramseln angesiedelt.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß *Cinclus keine Reinwassertierart im strengen Sinne* ist, weil sie nicht nur das saubere Epirhithral, sondern auch die folgenden oligo- und mesosaproben Gewässerstrecken ständig besiedelt. In diesen Revieren holen sich die Vögel an den sauerstoffreicheren lotischen Bezirken oder in den einmündenden sauberen Nebengewässern ihre Nahrung. Außergewöhnlich stark verunreinigte Gewässer (polysaprober Zustand) verlassen die Vögel gewöhnlich, in der Regel aber nur dann, wenn auch die Nebengewässer zu stark belastet sind, daß sie dort keine Nahrung finden. Schon Kollibay (1906) bezweifelte, daß die Wasserverunreinigung im allgemeinen von so großer und ausschlaggebender Bedeutung für den Rückgang des Wasseramselbestandes ist. Über Nahrungssuche der Wasseramsel in stark verschmutzten Fließgewässern berichtete Rudolph (1959). Nistplatztreue trotz stark verunreinigtem Wasser stellten Sievers (1925) und Süß (1972) bei je einem Paar fest. Nach Angaben von Skiba (1967) hat sich *Cinclus* im Westharz im Bereich des Schmutzwassers einer Papierfabrik als verhältnismäßig unempfindlich gezeigt. Auch diese Feststellungen widerlegen die These von der Stenökie der Wasseramsel in bezug auf besonders hohen Reinheitsgrad des Wassers. Schließlich kommen auch Wasseramseln in vielen Städten vor, wo sie sicher kein völlig sauberes Wasser vorfinden. Auch meidet die Art keinesfalls Fabriken, wenn ihr, wie an einzelnen Stellen im Untersuchungsgebiet, geschützte Brutplätze an fließendem Wasser und nicht zu entfernt liegende relativ nahrungsreiche Gewässerabschnitte oder Nebengewässer zur Verfügung stehen.

Die Standorttreue einzelner Paare trotz außergewöhnlich starker Wasserverunreinigung zeigt an, daß die enge Bindung der Art an Fließgewässer nicht allein auf der Anpassung an die spezifischen Beutetiere des Gewässers beruhen kann. Vielmehr nutzt *Cinclus* auch den Schutz, den die starke Strömung besonders an Wasserfällen bietet, zur Anlage der Nistplätze, Schlafstellen und als Zufluchtsort bei Verfolgung durch Feinde. So halte ich es in seltenen Fällen für möglich, daß Wasseramseln polysaprobe Gewässer besiedeln können, obwohl alle Nahrungstiere vernichtet worden sind. Die Vögel behalten nämlich die sicheren Nistplätze und Schlafstellen an dem schmutzigen, aber noch strömenden Wasser bei, müssen aber zur Nahrungssuche Nebengewässer oder eventuell auch entferntere Gewässer aufsuchen.

In die Gewässer gelangen nicht nur abbaufähige organische Verunreinigungen, sondern auch anorganische Stoffe, Gifte und giftige Rückstände, die nicht mehr biologisch abgebaut werden. Diese werden von niederen Organismen aufgenommen und durch die Nahrungsketten innerhalb der Rheobiozönosen angereichert. Ob *Cinclus* als Konsument höherer Stufe durch Bioakkumulation von Giftstoffen Schädigungen erleidet, ist im Hinblick auf die zunehmenden Gewässerverunreinigungen wahrscheinlich, konnte aber noch nicht nachgewiesen werden (Süß 1972). Im Untersuchungs-

gebiet fand ich in mehreren Nestern verlassene Gelege und tote Nestlinge, ohne die eigentliche Ursache dieser Verluste angeben zu können.

(3) Verschiedene weitere Faktoren

Außer durch die genannten Faktoren wirkt der Mensch, zuweilen nur in örtlich begrenzten Gebieten, noch durch die folgenden direkt auf den Wasseramselbestand ein: Beunruhigung der Vögel (insbesondere an Niststellen) durch Spaziergänger oder rastende und badende Menschen (zunehmender Urlauber- und Wochenendverkehr, Campingplätze); Entfernung der Nestlinge oder Nester mit Gelegen sowie Abschuß der Vögel wegen der Annahme der Schädlichkeit der Wasseramsel durch Fischfang; forstwirtschaftliche Arbeiten in Brutrevieren (letzter Faktor nach Süß 1972).

b) *Ufer, Ufergehölze und Belichtungsverhältnisse*

Ein wesentlicher Umweltfaktor der Wasseramsel ist die Ausbildung der Ufer. Hier halten sich die Vögel meistens auf, lauern auf Beute, suchen Schutz vor Feinden, bauen ihre Nester und nächtigen. Flache Uferbezirke werden deutlich weniger aufgesucht als steile Felswände oder abfallende Sandsteinufer, wenn diese unterspülte Hänge, Höhlen, Gesteinsnischen und Wurzelwerk der Gehölze aufweisen. Der natürliche Ausbau der Wasserläufe, insbesondere die Begradigung, Einebnung und Betonierung der Ufer führen, wenn diese Maßnahmen in langen Gewässerstrecken durchgeführt werden, ebenso wie das Abschlagen der Ufergehölze zur Abwanderung der Wasseramseln.

Die wichtigsten Baumarten der die Fließgewässer im Untersuchungsgebiet begleitenden Baum- und Gebüschstreifen sind Schwarzerle *(Alnus glutinosa)* und Esche *(Fraxinus excelsior)*. Auch Weiden, Bergahorn und die von Menschen gepflanzten Pappeln fand ich regelmäßig. Warum sucht *Cinclus* vorwiegend die s c h a t t i g e n S t e l l e n an den Gewässern auf, vor allem Geröllbänke und steinige Ufer unter diesen Gehölzen? Naumann (1823) nimmt an, daß *Cinclus* deshalb gerne „an solchen Bächen ist, welche mit Bäumen besetzt sind, weil von diesen viel Insekten ins Wasser fallen". Die Vögel halten sich aber auch im Winter bevorzugt an schattigen Ufern und dicht stehenden Gehölzen auf. Nach meinen Feststellungen erbeuten sie gern die von den Bäumen ins Wasser gefallenen Insekten (auch biotopfremde Arten), und sie fangen die an den Baumkronen über dem Wasser flatternden Imagines aus der Luft. Die Vorliebe der Wasseramseln für schattige Stellen könnte auch vielleicht dadurch bedingt sein, daß sich hier die lichtscheuen Benthosorganismen mehr auf den Oberseiten der Steine des Gewässerbodens aufhalten und so leichter als an besonnten Stellen erbeutet werden können. Limnologische Untersuchungen ergaben allerdings, daß die im beschatteten Fließgewässer lagernden Steine, vermutlich wegen des schlechteren Algenwachstums, nur etwa halb so dicht mit Benthostieren besiedelt waren als die der Sonne ausgesetzten Steine. Auch die durch steile

Felsen ständig im Schatten liegenden Strecken eines anderen Gewässers waren wesentlich nahrungsärmer als die im Wiesengelände gelegenen belichteten Gewässerabschnitte (Albrecht 1959). Daraus kann man schließen, daß die geringere Besiedlungsdichte der Wasseramsel an Bächen innerhalb geschlossener Wälder trotz sonst optimaler Umweltbedingungen auf die Nahrungsarmut dieser Biotope zurückzuführen ist. Diese Feststellungen begründen, daß der für die Wasseramseln charakterstische Aufenthalt an schattigen gehölzreichen Fließgewässern nicht in erster Linie durch den Nahrungsfaktor bedingt sein kann. Vielmehr scheint dieses Verhalten der Sicherheit vor Feinden (Greifvögel, Menschen u. a.) zu dienen, weil sich die Vögel an diesen Stellen eher verbergen und aus dem Schatten heraus den gesamten Lebensraum besser und mit größerer Sicherheit überschauen können. Das rasche Durchfliegen stark erhellter und beschatteter Gewässerstrecken, insbesondere aber aus dem Flug aus der Helligkeit in dunkle Tunnel, Höhlen und Wasserfälle oder umgekehrt (zum Beispiel beim Füttern der Nestlinge), lassen auf ein hoch entwickeltes Adaptationsvermögen an plötzlichen Hell-Dunkel-Wechsel schließen.

c) Wassertiefe, Einfluß des Lichtes und Gewässerbreite

Warum suchen die Wasseramseln am häufigsten im flachen strömenden Wasser der Schnellen nach Nahrung? Im allgemeinen gilt, daß in Fließgewässern mit Steinsubstrat die Stellen mit schwacher Strömung und höherem Wasserstand („pools") nahrungsärmer sind als diejenigen mit schneller Strömung und niedrigem Wasserstand („riffles").

Die „riffles" sind nach Gewichtsmessungen durch Needham und Pate (nach Albrecht 1959) 3,6- bis 5mal so nahrungsreich wie die „pools" und können als die „Speisekammern der Bäche" bezeichnet werden. Spezielle Untersuchungen an einer 30 m langen und 9 m breiten Schnelle führten zu dem Ergebnis, daß die günstigsten Produktionsverhältnisse bei 0,26 bis 0,31 m Tiefe und einer Strömung von 0,8 bis 0,95 m/sec. bestanden.

Die Produktivität an Nährtieren ist im tiefen Wasser viel geringer als an flachen Stellen und nimmt mit zunehmender Tiefe und nachlassender Strömung weiter ab. Diese Untersuchungen erklären das bevorzugte Aufsuchen solcher Flachwasserstrecken durch die Wasseramseln. *Cinclus* sucht also zu seiner Ernährung die nahrungsreichsten Gewässerabschnitte auf. Es ist seine ökologische Nische, im Ökosystem des Fließgewässers speziell *das reich entwickelte Benthos der Schnellen* zu bejagen. Tiefe, langsam fließende Gewässer werden deutlich weniger aufgesucht. Hier jagen die Vögel in den flachen Uferbereichen oder tauchen vom Ufer aus ins tiefere, aber klare Wasser.

Neben anderen Faktoren wird vermutlich auch die stärkere Bestrahlung des Benthals in den lotischen Bezirken einen wesentlichen Einfluß auf die

höhere Produktivität des Benthos haben (stärkeres Algenwachstum, die Nahrung vieler Insektenlarven). Viele Fließwasserinsekten haben einen lichtabhängigen diurnalen Aktivitätsrhythmus. Sie halten sich tagsüber an beschatteten Stellen im Hypo- und Interlithal auf und wechseln nachts zum Epilithal über. Deshalb müssen die Wasseramseln in die Schlupfwinkel ihrer Beutetiere vordringen, Steine anheben, umwälzen und wegschleudern, um an die Nahrungsorganismen zu gelangen. Für *Cinclus* haben die stark strömenden Flachwasserstrecken als wichtigste Nahrungsbezirke die Vorteile hoher Besiedlungsdichte ihrer Beutetiere, leichter Erreichbarkeit dieser Tiere infolge der geringen Wassertiefe und der besten Lichtverhältnisse im ganzen Fließgewässer. Einzelheiten des Benthals, Schlupfwinkel ebenso wie fliehende kleine Beutetiere, können die Vögel genau erkennen. Da die Wasseramseln aber auch an manchen beschatteten Schnellen jagen, genügen dazu auch geringere Helligkeitswerte.

Wegen der geringen Wassertiefe ist der Einfluß leichter Wassertrübung im seichten Wasser meist unbedeutend, im tieferen dagegen infolge vermindertem Lichteinfall von großem Einfluß auf die Produktivität. Suspendierter Schlamm oder Schmutzstoffe werden in manchen Gewässern zeitweilig oder regelmäßig mitgeführt und erschweren die Durchsichtigkeit für die nahrungssuchenden Wasseramseln. Sie meiden dementsprechend diese Flüsse zuweilen oder ständig. Ebenso beobachtete Hauri (1954) im Unterschied zu den klaren Fließgewässern der Umgegend an einem Bach eines Sumpfgebietes nur selten Wasseramseln, weil dessen trübes Wasser die Nahrungssuche behinderte. Nach Jõgi (1963) zeigen die in Estland überwinternden Wasseramseln eine Vorliebe für strömende Gewässerstrecken (besonders nahe bei Mühlteichen) mit einer Tiefe von 15—20 cm. Der Wegzug Ende April—Anfang Mai steht offenbar in Beziehung zum Aufgehen des Eises und der Zunahme der Wassertiefe. Dabei ist auch die Durchsichtigkeit des Wassers von besonderem Einfluß.

Schwankungen des Wasserstandes erfolgten in den kontrollierten Fließgewässern regelmäßig und hatten großen Einfluß auf die gesamte Rheobiozönose.

Wasserstandssenkungen wirkten sich zunächst nur auf die Uferbereiche negativ aus. Fiel das Wasser so weit, daß nur noch die Gewässermitte ein schmales Rinnsal führte, so kam es zu einer erheblichen Schädigung der Fauna. Für die Wasseramseln waren diese extremen Bedingungen allerdings außergewöhnlich günstige Voraussetzungen für den Nahrungserwerb, weil der Nahrungsraum wesentlich erweitert war und die rheophilen und stenothermen Beutetiere nun durch die Verringerung der Strömung und Erwärmung des Wassers bedingt aus ihren Verstecken kamen und sich in der Mitte des Gewässerbettes sammelten. So konnte ich im Sommer 1964 nach einer langen Trockenperiode im weitgehend trockenen Bachbett der Ulster große Mengen von leeren Trichopterenköchern auf den

Basaltblöcken finden. Die Wasseramseln hatten es bei dem geringen Wasserstand sehr leicht gehabt, die aus den vom Wasser nicht mehr überfluteten Verstecken unter den Steinen herauskriechenden Larven zu erbeuten.

Im Gegensatz zum Niedrigwasser war das Hochwasser für die Ernährung der Wasseramsel ungünstig. Die starke Strömung erschwert den Nahrungserwerb und kann ihn wegen der Fließkraft und Trübung des Wassers unmöglich machen. Viele Vögel weichen dann in Nebengewässer aus, wie ich es regelmäßig in den Revieren der Wasseramseln des Hyporhithrals beobachten konnte. Die Rheobiozönosen erlitten schwere Verluste durch starkes Hochwasser. Insektenlarven wurden durch die Strömung vom Boden hochgewirbelt, flußabwärts verfrachtet und zwischen Steinen zermalmt. Deshalb können nahrungsreiche Strecken nach einem Hochwasser ausgesprochen arm an Nährtieren sein. Die Beobachtung, daß Wasseramseln nach Tagen mit Hochwasser in anderen Bereichen ihres Reviers Beute suchten, findet damit eine Erklärung. Je nach der Stärke des Hochwassers und der Lage der vom Hochwasser verschonten Gewässerabschnitte oder Nebengewässer, von denen die Wiederbesiedlung mit Benthostieren ausgeht, kann es Wochen und Monate dauern bis wieder die ursprünglichen Biozönosen bestehen.

Nach limnologischen Untersuchungen sind breite Gewässer meist wesentlich nahrungsärmer als schmale. Bäche unter 2 m Breite sind am nahrungsreichsten (Albrecht 1959). Deshalb suchen die Wasseramseln häufig schmale Bäche und Gräben auf, selbst wenn sie an breiten Flüssen ihren Nistplatz haben. In schmalen Bächen findet man die Vögel oft in der Bachmitte, in breiteren Fließgewässern mehr im ufernahen Bereich bei der Nahrungssuche. Dies entspricht den durch Limnologen ermittelten Zonen höchster Nährtierproduktion. In langsam fließenden Gewässern erwies sich dieser Unterschied allerdings als unbedeutend.

Das Flußsystem der Fliede unterscheidet sich durch Gestalt und Größe des Niederschlagsgebietes von den anderen Gewässern im Untersuchungsgebiet. Warum fand ich hier nur wenige Brutreviere (Abb. 2)? Die weite Beckenlandschaft bedingt die reiche Aufgliederung des Gewässernetzes in viele kleine Bäche. Dieser günstige Umstand und die früher zahlreichen Wassermühlen mit Mühlgräben und Ufergehölzen weisen auf einen ehemals großen Wasseramselbestand hin. Der Umbau der Mühlen, der Uferausbau und das Abholzen der Ufergehölze durch die hier verstreut wohnenden Menschen hat dazu geführt, daß der Wasseramselbestand in den letzten Jahrzehnten erheblich abgenommen hat. Die Wasseramseln reagieren auf ungünstige anthropogene Veränderungen ihrer Brutreviere an schmalen Bächen, die der Mensch leichter kultivieren kann, viel empfindlicher durch Abwanderung als an breiten Flußläufen.

Die Breite der Fließgewässer ist für die Ansiedlung der Wasseramseln von untergeordneter Bedeutung. Diese Vögel bewohnen Gewässer verschiedener Breite, wenn nur eine ausreichende Fließgeschwindigkeit besteht. Das Brutrevier mit der geringsten Gewässerbreite fand ich im obersten Feldbach (nahe der Fuldaquelle) in einem gehölzfreien Bachabschnitt. Das

Nest befand sich direkt oberhalb eines kleinen Kolkes, dort wo der schmale Bach aus einem rinnenförmigen Abschnitt mit 0,3—0,5 m Breite in einem kleinen Wasserfall herabstürzte. Es saß am Rande des steilen Ufers und war von Gräsern der Bergwiese überwachsen. — Auch an breiten lotischen Strecken von größeren Gewässern oder Seeausflüssen nisten Wasseramseln unmittelbar an deren Ufer oder an günstigen Stellen im Gewässer (an Felsen, hinter Wasserfällen u. a.). Den Nistplatz mit der größten Gewässerbreite im Untersuchungsgebiet entdeckte ich hinter einem Wasserfall mitten in einem etwa 20 m breiten Wehr (Mittellauf der Lüder).

d) Wasserchemismus, Wasserpflanzen und Substrat

Der Nährsalzgehalt des Wassers ist in Fließgewässern weitgehend von den geologischen Verhältnissen des Untergrundes abhängig. Da das Untersuchungsgebiet kein größeres Vorkommen von Kalkstein hat, konnte ich keine speziellen Untersuchungen über den unterschiedlichen Einfluß des Kalk- und Buntsandsteins ausführen. Robson (1956) stellte in North Westmoreland eine Bevorzugung der Sandsteingewässer vor denen des Kalksteins fest. Siedlungsdichte und Nesterzahlen der Wasseramsel waren im Sandstein deutlich größer. Er vermutete, daß die Gewässer im Sandsteingebiet mehr Trichopteren- und Plecopterenlarven enthielten. Dies entspricht aber nicht den limnologischen Befunden Nach Albrecht (1959) sind allgemein kalkhaltige Gewässer nahrungsreicher als kalkarme. Das harte Wasser erhöht den Nahrungsvorrat an pflanzlicher Substanz für die niedere Tierwelt (reicheres Algenwachstum). Dementsprechend sind Gebirgsbäche, die von Hochmooren kommen oder Eurptivgesteine durchfließen, weniger dicht mit Nährtieren besiedelt als diejenigen, die durch Kalkstein laufen. Salzarm sind die Bäche auf dem basaltenen Ostplateau des Vogelberges und die Bäche der Hochrhön, z. B. Fuldaquellbach oberhalb Obernhausen, der vom Roten Moor kommende Feldbach und das zur Brend fließende Moorwasser (HCO_3-Gehalt = < 1 mval/1, Ca^{++}- und Mg^{++}-Gesamthärte = < 1,25 mval/1, nach Schmitz 1956). Die geringere Besiedlungsdichte der Wasseramseln in diesen Bächen war wahrscheinlich neben anderen schon erwähnten Faktoren auch auf Nahrungsarmut durch geringeren Nährsalzgehalt des Wassers zurückzuführen. Entsprechend wird die Nährtierproduktion der salzreicheren im Buntsandstein gelegenen Gewässer zu einem Teil die hier höhere Siedlungsdichte der Wasseramsel bedingt haben. Die aus dem Basalt herabfließenden Rhönbäche erhalten nämlich beim Durchfließen des Muschelkalksockels einen höheren Kalkgehalt (HCO_3-Gehalt = 1—3 mval/1, Ca^{++}- und Mg^{++}-Gesamthärte = 1,25—3,75 mval/1).

Den höchsten aus dem Gestein aufgenommenen Salzgehalt des Untersuchungsgebietes besaß der Aschenbach (HCO_3-Gehalt = 5—7,5 mval/1, Ca^{++}- und Mg^{++}-Gesamthärte = 3,75—5,00 mval/1). Dieses aus dem nördlich der Nüst gelegenen Muschelkalkgebiet kommende Gewässer war Brutgebiet von *Cinclus* und wegen dem reichen Vorkommen von Gammariden regelmäßiges Überwinterungsgewässer

mehrerer Wasseramseln. Die hohe Besiedlungsdichte von *Gammarus* spec. schien durch den höheren Kalkgehalt und Bestand von Wasserpflanzen verursacht gewesen zu sein.

Cinclus suchte in der Regel strömungsreiche Fließgewässer auf, die nur einen geringen Bewuchs an Wasserpflanzen aufwiesen. Im Benthal der Schnellen können sich auch infolge der Strömung außer Moosen und Algen keine Pflanzen halten. Im Wasser unterhalb der lotischen Bezirke und am Ufer haben sich dagegen Hydrophythen stellenweise üppig entwickelt. Sie waren insofern für die Wasseramseln von Bedeutung, weil viele Nahrungstiere durch die Wurzeln, Stengel und Blätter Schutz und Nahrung fanden und die hier höhere Sauerstoffkonzentration des Wasser nutzten. Die sauerstoffbedürftigen Gammariden und andere Nahrungstiere der Wasseramsel hielten sich regelmäßig (und in größerer Anzahl als unter Steinen) sowohl in Beständen von amphibischen Pflanzenarten (die meist nur zu einem Teil im Wasser stehen) als auch in den Büscheln der submersen Arten auf. Ich beobachtete Wasseramseln, wie sie Nahrungstiere durch heftiges Eindringen mit Schnabel und Kopf in solche Wasserpflanzenbestände erbeuteten. Schwimmend erreichten die Vögel die auf der Wasseroberfläche befindlichen Schwimmblattpflanzen und erhaschten kleinste Organismen von den Blättern und der Wasserfläche. A. E. Brehm (1869) stellte fest, daß Wasseramseln schwimmend Halme, Blätter und Ranken umwenden können, um die darunter befindlichen Tierchen zu erlangen. Die von *Cinclus* aufgesuchten Wiesengräben und Rinnsale waren, weil sie einen dichten Bewuchs an Wasserpflanzen besaßen, außerordentlich nahrungsreich.

Die Bestände folgender Wasserpflanzen bildeten im Untersuchungsgebiet aus den genannten Gründen besonders günstige Nahrungsbedingungen und wurden oftmals von *Cinclus* aufgesucht:

Quellmoos, *Fontinalis antipyretica*
Flutender Hahnenfuß, *Ranunculus fluitans*
Wasserpest, *Elodea canadensis*
Wasserstern, *Callitriche* spec.
Brunnenkresse, *Rorippa nasturtium-aquaticum*
Bachbungen-Ehrenpreis, *Veronica beccabunga*

Die eigenen Feststellungen stimmen mit den Ergebnissen der limnologischen Untersuchungen überein, daß pflanzenreiche Stellen meist um ein Vielfaches reicher besiedelt sind und höhere Nährtiergewichte ausweisen als pflanzenfreie Gewässerbezirke.

Von besonderer Bedeutung ist der Einfluß des Substrates auf die Produktivität eines Gewässers. Dittmar (1955, nach Albrecht 1959) gibt an, daß die Forellenbäche des Sauerlandes, die durch harte Gesteine fließen, am dichtesten mit Benthostieren besiedelt sind, weil der Gewässerboden mit Grob- bis Mittelschotter bedeckt ist. Dieser liegt relativ fest und läßt einen dichten Moosbewuchs aufkommen. Schon Chr. L. Brehm (1822) führte

die unterschiedliche *Cinclus*-Besiedlung der zwei Quellbäche der Roda zum Teil auf die verschiedenen Subtratverhältnisse zurück (Lehmboden: kein Wasseramselvorkommen; Boden mit Steinen: reiches Vorkommen).

Aus den Untersuchungsergebnissen der Limnologie geht hervor, daß die Produktivität verschiedener Substrate im allgemeinen in der Reihenfolge: Schlamm — lose Steine — Fels — Kies — Sand abnimmt. Schlamm mieden aber die Wasseramseln. Die Nahrungssuche des sich im Schlamm (Pelal) bewegenden Vogels würde auch bald durch die eintretende Wassertrübung unmöglich gemacht. Loser Schotterbelag aus mittelgroßen Steinen (optimal 15—20 cm Durchmesser) bietet die günstigsten Oberflächenverhältnisse für die Besiedlung der Fauna und damit die Jagd nach diesen Tieren durch die Wasseramsel. Spalträume zwischen den Steinen fördern die Ansiedlung (Interlithal). Steine mit Bewuchs weisen eine viel größere Besiedlung an Benthostieren auf als glatte Steine. Sand (Psammal) ist der nahrungsärmste Choriotoptyp des Gewässerbodens. Wasseramseln hielten sich in reinen Sandbezirken auch wenig auf.

Ein wesentlicher Grund für die geringere Besiedlung der Vogelsbergbäche im Gegensatz zu den Rhönbächen war das unterschiedliche Querprofil. Die Bäche flossen in der Gefällsstrecke des östlichen Vogelsberges ohne steile Ufer. Das Bachbett lag relativ hoch und war mit großen Basaltblöcken belegt. Von Natur aus bestand für die Vögel ein Mangel an geeigneten Nistplätzen. Notgedrungen errichteten sie ihre umfangreichen Nester auf großen Steinblöcken mitten im strömenden Bach (Jost 1967). Dagegen haben sich die Rhönbäche in den Buntsandstein tief eingegraben. Im Gewässerbett lagen viele mittelgroße und kleine Gerölle. Die oft steilwandigen Ufer boten meist günstige Brutgelegenheiten für *Cinclus*.

e) *Die umfassende Wirkung der Strömung*

(1) Gefälle, Fließgeschwindigkeit und Abflußmenge

Vergleicht man die Zahl der Brutreviere (ständig und nicht ständig besetzte) der Vogelsberggewässer Schlitz und Lüder mit dem Fuldaoberlauf bis zur Fliedemündung, so erhält man in beiden Bereichen des Untersuchungsgebietes fast gleiche Anzahlen (38 : 36), obwohl die beiden Vogelsbergflüsse zusammen eine untersuchte Gewässerlänge (UGL) von 155 km aufweisen gegenüber dem genannten Fuldaabschnitt mit nur 75 km UGL (Tab. 3). Zur Erklärung dieses Unterschiedes wurden schon verschiedene Ursachen angeführt. Neben anthropogenen Einflüssen (günstige Nistgelegenheiten an Bauwerken und in Nistkästen an der Fulda), Substrat und Salzgehalt ist das Längsprofil des Wohngewässers ein wesentlicher Umweltfaktor. Die gleichmäßig gute Besiedlung der Fulda ist vor allem auf ihr ausgewogenes, das heißt allmählich abnehmendes Gefälle zurückzuführen. Die kurzen Nebenbäche führen ihr Wasser schnell dem Hauptfluß zu. Dadurch ist die Wasserführung der Fulda bis in den Sommer hinein günstig.

Wie die Tabelle 5 zeigt, konnten in jeweils 5 km langen Strecken etwa gleichviele Brutreviere von dem höchsten Gefälle bis ungefähr 3—4 ‰ festgestellt werden. In den Abschnitten mit einem durchschnittlichen Gefälle unter 2—3 ‰ befand sich kein Wasseramselrevier mehr. Früher bestanden flußabwärts noch weitere Brutreviere an natürlichen Schnellenstrecken und Wehren (mit örtlich schnellerer Strömung). Diese Reviere wurden infolge anthropogener Maßnahmen aufgegeben.

km von der Quelle	Gefälle in ‰	Höhe in NN + m	Gewässerstrecke	Breite durchschnittlich in m	Tiefe durchschnittlich in m	Anzahl der Brutreviere
0— 1	127,6	870—700	Quelle — Obernhausen	0,2— 3	0,05—0,5	4
1— 2	69,7	700—640	Obernhausen — unterh. Schlucht			
2— 3	48,2	640—600	unterh. Schlucht — Sandberg			
3— 4	45,0	600—530	Sandberg — oberh. Gersfeld			
4— 5	38,4	530—480	oberh. Gersfeld — Gersfeld			
5—10	18,1	480—420	Gersfeld — oberh. Altenfeld	2— 6	0,1—0,6	4
10—15	11,3	420—350	oberh. Altenfeld — Schmalnau			3
15—20	9,2	350—300	Schmalnau — Lüttermündung	3— 7	0,1—0,8	4
20—25	6,4	300—280	Lüttermündung — unterh. Welkers			3
25—30	4,7	280—260	unterh. Welkers — Fliedemündung	4—15	0,2—1,5	4
30—35	3,7	260—250	Fliedemündung — Aueweiher			2
35—40	2,3	250—245	Aueweiher — unterh. Horas	6—25	0,2—2,5	0
40—45	1,5	245—230	unterh. Horas — unterh. Kämmerzell			0

Tabelle 5: Physiographie des Fuldaflusses (ohne Nebengewässer) und Siedlungsdichte der Wasseramseln. Die Anzahl der Brutreviere umfaßt alle ständig und nicht ständig besetzten Reviere. Gefällewerte nach Schmitz (1957).

Der Talweg der Vogelbergbäche ist dagegen stufenförmig. Die Quellbäche fließen auf das flache Ostplateau, durchfließen die steilen Gefällsstrecken des Basaltrandes, sammeln sich und fließen in der Verebnung der Buntsandsteinfläche als tiefe und breite Gewässer der Fulda zu. Die Besiedlung der Wasseramseln konzentriert sich in der Gefällsstrecke, während das Ostplateau nur schwach besiedelt ist. Auf der Bestandskarte (Abb. 2) ist diese von Norden nach Süden am Basaltrand entlangziehende Verdichtungszone der Brutreviere deutlich zu erkennen. Auch das von Schuster (1953) beschriebene gehäufte Vorkommen in Eisenbach und Lauter gehört dazu.

Welche Strömungsbereiche suchen die Wasseramseln bevorzugt auf? Die Vögel können auch im langsam fließenden Gewässer Nahrung suchen. Ich beobachtete sie hier im Uferbereich zwar regelmäßig aber nicht häufig. Im Untersuchungsgebiet hielten sich die Vögel zur Nahrungssuche häufig in Schnellenbezirken mit Strömungsgeschwindigkeiten von 0,3—0,6 m/sec auf. Sie tauchten aber auch in stärker strömendes und selbst in tosendes Wasser von 1 m/sec.

An flachen Stellen in den lotischen Bezirken standen die Wasseramseln frei in der Strömung oder wurden bis zum Gefieder von dem flutenden Wasser umgeben. Sie zeigten keine ängstliche Reaktion auf Wasserstand und Wasserbewegung, selbst dann nicht, als sie bei ihrer Nahrungssuche auf dem Gewässerboden in tiefere Stellen gerieten und vom Wasser überflutet wurden. Nur dann und wann schauten sie aus dem Wasser heraus.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß man bei einer Untersuchung in einem 9 m breiten Gewässer mit Steinsubstrat bei 0,26—0,31 m/Tiefe und einer Strömung von 0,8—0,95 m/sec die günstigsten Produktionsverhältnisse des Benthos feststellte. Dabei ist zu bedenken, daß hier die Strömung des freien Wassers gemessen wurde. Die Benthostiere befinden sich aber im Interlithal, Epilithal, Interphytal u. a., also in kleinen geschützten Bezirken des Gewässerbodens mit viel geringerer Strömung. Um diese Tiere zu erreichen, muß die Wasseramsel die starke Strömung des freien Wassers überwinden. Daß *Cinclus* gerne das extrem turbulente Wasser der Wasserfälle und Schluchten aufsucht, ist bekannt. Die Vögel stürzten sich mitten in das tosende Wasser. Durch äußerst geschickte Bewegungen schützten sie sich vor der Wucht der reißenden Strömung, nutzten diese sogar aus, um schnell und für kurze Zeit zum Benthal zu tauchen und Beutetiere zu holen.

Die Gewässerstrecken mit der größten Besiedlungsdichte im Untersuchungsgebiet besaßen eine Abflußmenge (MQ m^3/sec, Wasserwirtschaftlicher Rahmenplan Fulda 1964) von 1—2,5 m^3/sec. Dies entspricht den Feststellungen von Creutz (1966), der angibt, daß Bäche mit 0,7 bis 2,5 m^3/sec die günstigsten Lebensbedingungen für Wasseramseln aufweisen. Süß (1972) fordert aufgrund von Messungen in einzelnen Brutrevieren im mittleren Erzgebirge, deren Mittelwassermenge unter 0,5 m^3/sec lagen, den von Creutz angegebenen Bereich entsprechend zu erweitern.

(2) Die physikalischen Erscheinungen der Strömung und die Auswirkungen auf die Organismen

Drei Merkmale der Stömung sind für das gesamte aquatische Leben von grundsätzlicher Bedeutung (Ambühl 1959): Turbulenz, Grenzschichten und Totwasser.

Turbulenz: Die Unebenheiten des Gewässerbodens, Steinblöcke im Bach, Pflanzen und Wurzelwerk im Fluß rufen Wirbelbildungen hervor, die insgesamt die Turbulenz darstellen. Die bewegte Wassermasse wird vielfach durchmischt und homogenisiert. Der Stoffaustausch ist optimal. Die Auswirkungen der Turbulenz auf die Wassertiere zeigt sich in erster Linie im Ausmaß der organischen Produktion auf der Flächeneinheit. Je bewegter das Wasser ist, um so

dichter ist das Benthal besiedelt. Bringt man diese Organismen des Eurheal in stehendes Wasser, ersticken sie bald. Nach Ruttner (1952) beruhen die spezifischen Wirkungen des rasch strömenden Wassers nicht auf dessen höherem Sauerstoffgehalt. In stehendem Gewässer bilden sich dickere adhäsiv festhaftende Flüssigkeitsschichten um die Organismen. Die Schichten sind arm an lebenswichtigen Stoffen und hemmen den Austausch. In stark strömendem Wasser sind diese Grenzschichten durch die Turbulenz um den Körper der Organismen sehr dünn. Der Gas- und Stoffaustausch zwischen Körper und Grenzschicht und dieser und Wasser vollzieht sich leichter.

Grenzschichten: Auch auf überströmten glatten Felssteinen befindet sich eine dünne Wasserschicht, die infolge der inneren Reibung des Wassers in der unmittelbaren Nähe des ruhenden Substrates (Steines) eine verlangsamte Strömung besitzt. Die Dicke dieser Zone beträgt bis etwa 4 mm. Die Grenzschicht hilft in Verbindung mit arteigenen Anpassungsmerkmalen entscheidend mit, daß fließende Gewässer selbst im Bereich der stärksten Strömung von einer relativ reichhaltigen Biozönose besiedelt werden können. Verschiedene Anpassungsformen der Benthosorganismen an das fließende Wasser können jetzt besser erklärt werden: die dorsoventrale Abplattung, die Vergrößerung der Adhäsionsfläche, Fixations- und Retentionseinrichtungen, Reduktion von Haaren u. a. ermöglichen enges Anschmiegen an das Substrat und dadurch Liegen in der Grenzschicht. „Dieses Verhalten erklärt denn auch die überraschende Beweglichkeit dieser Tiere selbst in stark strömendem Wasser" (Ambühl 1962). Eine auffallende Anpassung an die Grenzschicht scheint die geringe Körpergröße einiger Arten der torrenticolen Steinfauna zu sein. Die Massen an *Baetis*-Eilarven auf stark überspülten Steinen sind offenbar durch die Grenzschicht vor der Strömung geschützt. Viele Mitglieder der Bachfauna sind gegenüber verwandten Formen in stehenden Gewässern von geringerer Körpergröße z. B. *Baetis*-Larven oder *Gammarus pulex*. Die Grenzschicht erlaubt den sehr kleinen Formen, sich ohne besondere Anpassungseinrichtungen der direkten Wirkung der Strömung zu entziehen und den Vorteil der Nahrungs- und Sauerstoff-Versorgung auszunutzen.

Die Larven von Epeorus und Rhithrogena sind zahlreich unter den Beutetieren von *Cinclus* zu finden. Sie leben in der reißenden Strömung. Der Körper ist stark abgeplattet und kann sich mit der gesamten Unterseite, wozu auch die Kiemen zu rechnen sind, ansaugen. Dadurch kann das Tier von der Strömung nicht abgehoben werden und lebt nicht nur in sondern auch unter der Grenzsicht (Ambühl 1962).

Auch die zarten *Baetis*-Larven bilden zeitweilig einen großen Teil der Nahrung der Wasseramsel. Diese Organismen sind nach dem Stromliniensystem gebaut und bieten der Strömung wenig Widerstand. Ist die Strömung mäßig, stehen diese Larven hochaufgerichtet auf den zierlichen Beinen. Erst in stärkerer Strömung (etwa ab 0,1 m/sec) ducken sie sich, wahrscheinlich ziehen sie sich dadurch in die Grenzschicht zurück.

Cinclus erbeutet öfter die *Ecdyonurus*-Larven. Diese verhalten sich nach Ambühl (1959) anders als die anderen genannten Ephemeropterenlarven. Sie haben bewegliche Kiemen und können sich nicht am Substrat ansaugen. „Tief niedergeduckt, aber dem Substrat doch nicht ganz nahe, stehen sie, falls ungestört, während längerer Zeit am selben Ort, mit Vorliebe an schwach überströmten Stellen, doch jederzeit imstande, an rasch überströmte Orte zu wechseln" (Abb. 6).

Totwasser: Wie verändert sich die Strömung an den Unebenheiten des Benthals? Bis zum Scheitelpunkt der Steine herrscht ungestörte Strömung. Hier tritt Ablösung ein, das heißt die Zone hinter dem Stein ist von der freien Strömung abgetrennt. Durch Wirbel wird das Wasser in dieser Totwasser-Zone in dauernder

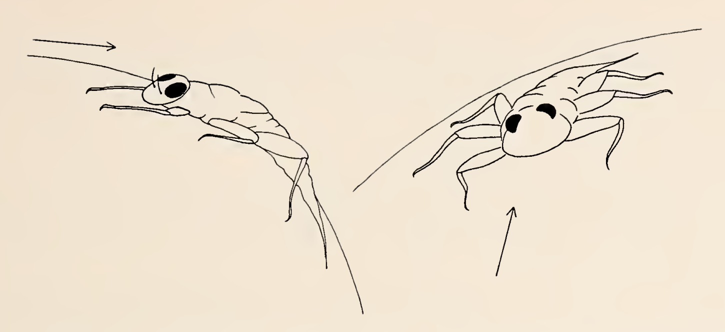


Abb. 6: *Ecdyonurus venosus*, Nymphe (etwa 12 mm lang), am Rande des Steines gegen die Strömung gerichtet (nach Fotos gezeichnet, aus Ambühl 1959).

mäßiger Bewegung gehalten. Jede der Unebenheiten des Bachbodens (Steine, Pflanzen u. a.) hat ihr bestimmtes Totwasser und so bildet die bodennahe Wasserschicht zwischen den herausragenden Teilen einen eigenen Lebensraum. Zum Stratotop Benthal gehören somit zwei Choriotope: die freien überströmten Steinflächen (Ober- und Vorderseite der Steine) und die Totwasserbezirke (abgekehrte Seite der Steine und deren Unterseite, Raum zwischen den Steinen und in Pflanzenbüscheln). So ist es zu erklären, daß sich im strömenden Gebirgsbach neben Arten, welche sich eindeutig der direkten Wasserströmung exponieren (wie *Epeorus, Rhithrogena, Ecdyonurus)* auch Arten finden, die eigentlich nicht ins Rhithral passen, wie z. B. *Gammarus* oder die Trichopterenlarven *Stenophylax* und *Odontocerum*. Sie leben geschützt im Totwasser hinter Steinen, in den Zwischenräumen der Schotter- und Kiesbezirke und im Inneren der Pflanzenbüschel (Algen, Moos, höhere Wasserpflanzen), nutzen aber die physiologischen Vorteile des fließenden Wassers und besitzen außer ihrem rheophilen Verhalten keine weiteren Anpassungen. Nur während kurzfristigem Wechsel des Choriotops sind sie der Strömung ausgesetzt. Ein bedeutender Teil des gesamten tierischen Lebens im Rhithral lebt im Totwasser, besonders der Schnellen. In den Moos- und Algenbüscheln herrscht extremes Totwasser. Hier leben vornehmlich kleine zarte Spezies von Chironomiden, Trichopteren (Hydroptiliden), Coleopteren, Gammariden sowie die Junglarven verschiedener Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenarten. Die Eilarven besiedeln, wenn Vegetation fehlt, die Grenzschicht der Bachsteine.

(3) Die Wirkung der Strömung auf die Zusammensetzung des Benthos

Jede Fließwassertierart hat ihr eigenes, charakteristisches Rheospektrum, das heißt einen mehr oder weniger spezifischen Geschwindigkeitsbereich des fließenden Wassers, den sie bevorzugt. Dies erklärt zu einem Teil die Feststellung, daß die Fauna und Flora der Fließgewässer nicht homogen verteilt sind, sondern aus einem Mosaik von verschiedenen Chorio- und Merozönosen innerhalb des Benthos bestehen. Ambühl (1959) hat verschiedene Organismen auf ihre Lebensansprüche gegenüber der Fließgeschwindigkeit untersucht (außer bei *Gammarus* und *Ancylus* nur die Larvenstadien). Seine Feststellungen an einigen Arten, die nach meinen Befunden häufig von *Cinclus* erbeutet wurden, sind wie folgt:

Gammarus pulex: lebt in allen möglichen Gewässern, im Fluß, Bach, Teich, Seeufer, Wiesengräben u. a. Zeigt Vorliebe für mäßig bewegtes Wasser (Strömungsoptimum 0,15 m/sec). Eine physiologische Notwendigkeit sich strömendem Wasser auszusetzen, besteht nicht. In der Strömung kommt er nur in Totwässern oder im Pflanzengewirr der Ufer vor.

Ecdyonurus spec.: überall, aber in geringer Dichte, am ehesten in mäßig überströmten kiesigen Stellen, weniger am Ufer. Die Gattung hält sich in der Regel in Totwässern auf, ist aber imstande, zur Nahrungssuche auch sehr starker Strömung zu widerstehen.

Baetis spec.: die Eilarven haben optimale Entwicklung in einer Strömung von 0,02 m/sec, also nahezu stagnierendes Wasser. Ausgewachsen kommen sie überall im Fließgewässer vor, wo stärkere Strömung von 0,1 m/sec und mehr herrscht, selbst an Stellen, wo nur noch *Liponeura* auftritt. *Baetis* ist Hauptvertreter der lithophil-rheobionten Fauna.

Ephemerella ignita: lebt in langsam (etwa 0,1—0,2 m/sec) überströmten Stellen, meist im Totwasser, bevorzugt als Substrat Schlamm, Sand und Pflanzengewirr.

Habroleptoides spec.: ähnlich wie *Ephemerella,* aber noch mehr im Strömungsschatten. Die Larven leben vornehmlich unter großen Steinen, im Schlamm, zwischen einzelnen Kieseln und in Ufernähe. Maximales Vorkommen bei etwa 0,1 m/sec.

Nemoura spec.: verschiedenste Strömungsgeschwindigkeiten wie auch Leuctra geniculata. Entzieht sich der Strömung unter Steinen und in Ritzen. Flieht aber stagnierendes Wasser.

Helmis maugei: nirgends häufig, bevorzugt gemäßigte Strömung. Hält sich meist in Ufernähe und in Pflanzenbüscheln auf, relativ langsame Fortbewegung.

Rhyacophila spec.: lithophile Art, bevorzugt Stellen mit starker Strömung z. B. auf glatten Steinen. Stets sehr geringe Individuendichte. Das Strömungsoptimum von Rh. dorsalis liegt bei 0,8—0,9 m/sec.

Hydropsyche angustipennis: Charakterart der rasch fließenden Bäche. Carnivore Art (Fangnetze bauend), an Stellen mit stärkerer Strömung.

Simulium spec.: extrem rheobiont, bei hohen Fließgeschwindigkeiten in größerer Menge, stellenweise Massenentwicklung in stürzender Strömung. Bevorzugt ähnliche Stellen wie *Baetis* und *Hydropsyche.*

Ancylus fluviatilis: ist eine der bekanntesten rheophilen Arten. Vorkommen besonders in Strömung von 0,2—0,9 m/sec. Mit dem Anwachsen der Strömungsgeschwindigkeit bemerkt man eine Abnahme der Körpergröße (0,5—0,6 m/sec = die größten, 8—9 mm; 0,97 m/sec = die kleinsten, 3—4 mm). Diese Beziehung wird als Anpassung an die Grenzschichtverhältnisse gedeutet.

(4) *Cinclus* als Fließwassertierart

Cinclus ist keine ausgesprochen rheostene Art: sie lebt nicht ausschließlich im Wasser, sondern sucht nur jeweils kurzzeitig, aber häufig, zur Nahrungssuche strömendes Wasser auf. Den Grad der Einnischung in das Ökosystem des Rhithrals zeigen zunächst folgende ethologische Kennzeichen:

Das Tauchen, die Fortbewegungsweise unter Wasser gegen die Strömung und die verschiedenen Verhaltensweisen bei der Nahrungssuche im fließenden Gewässer.

Der Schlafplatz befindet sich nach Möglichkeit unmittelbar über stark strömendem oder tiefem Wasser. Bei Störung lassen sich die Vögel oft zunächst auf oder in das Wasser fallen, bevor sie wegfliegen.

Das Nest wird regelmäßig über, an, ja sogar hinter stark strömendem oder herabstürzendem Wasser gebaut. Die Nestöffnung ist nach Art einer Fallröhre auf den Stromstrich gerichtet.

Bei Beunruhigung stürzen sich schon die noch nicht flugfähigen Nestlinge in das Wasser, tauchen eine Strecke, während sie rasch vom strömenden Wasser weggetragen werden, schwimmen weit unterhalb ans Ufer und ducken sich.

Die Vögel lassen einen kurzen aber lauten Lockruf hören. Offenbar haben auch das „Knicksen" des ganzen Körpers und das „Blinzeln", wobei — nach meinen Fotos zu urteilen — das außen weiße obere Augenlid nach unten bewegt wird, eine Mitteilungsfunktion am rauschenden Gewässer zu erfüllen.

Abbildung 7 veranschaulicht, wie *Cinclus* in rasch fließendem Wasser taucht und sich dabei gegen die Strömung fortbewegen kann. Mehrfach war diese Fortbewegungsweise Gegenstand von Untersuchungen. Csörgey (1927) spricht von dem „hydrodynamischen Effekt beim Tauchrennen der Wasseramsel" als einer Erscheinung, die wir in der Vogelwelt sonst

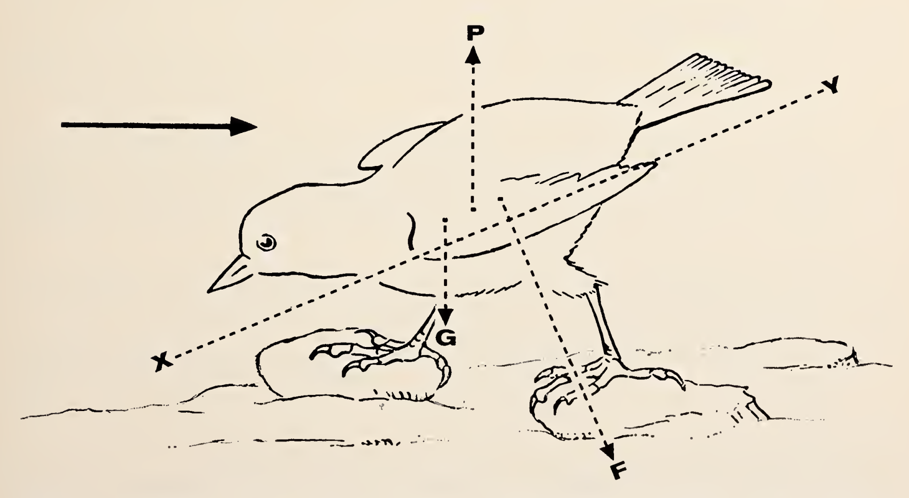


Abb. 7: Die Kräfte, die auf eine tauchende Wasseramsel einwirken: P = Auftrieb, G = Gewicht, F = Strömungsdruck auf die Fläche X—Y (nach Zeichnungen aus Vogué 1934 und Hesse-Doflein 1935, verändert).

nirgends finden. Durch die Schrägstellung des Körpers, wobei der Kopf geneigt, der Schwanz angehoben und die Flügel etwas vom Körper abgewinkelt gehalten werden, wird der Vogel durch die Strömung nach unten gedrückt. Er kann die Füße bei der Fortbewegung auf dem Grunde benutzen. Nach Vogué (1934) wirken in dieser Situation das Gewicht des Vogels auf seinen Schwerpunkt G und der Auftrieb in P (Abb. 7). Wenn G kleiner ist als P wird der Vogel an die Oberfläche steigen, wenn er nicht durch Flügelbewegungen den Ausgleich bewirkt. Bildet er bei leicht geöffneten Flügeln eine geneigte Fläche gegen die Strömung (X—Y), dann wird die Differenz G—P durch den Strömungsdruck auf diese Fläche ausgeglichen und die Wasseramsel darüber hinaus nach unten gedrückt (F). Der Vogel hält sich mit seinen Krallen am Boden fest und läuft gegen die Strömung.

Unsere Kenntnisse über die Besonderheiten des Körperbaues der Wasseramsel im Hinblick auf ihre Lebensweise beruhen erst zu einem Teil auf exakten anatomisch-physiologischen Untersuchungen. Als kennzeichnende Anpassungsmerkmale werden in der Literatur angeführt:

Alle Knochen mit Ausnahme der Schädelknochen sind im Gegensatz zu den hohlen Knochen der meisten Vögel mit Mark gefüllt (Erhöhung des Gewichtes beim Tauchen).

Wasseramseln haben ein viel dichteres Gefieder als andere Sperlingsvögel (Wärmeisolation) Sie besitzen eine besonders große Bürzeldrüse (Die Dichte und geordnete Lage des Federkleides sowie das häufige Einfetten desselben mit dem Bürzeldrüsensekret sollen die Wasserfestigkeit des Gefieders bedingen).

Die Flügel sind relativ kurz, etwas gebogen und kräftig (Ruderfunktion beim Tauchen).

Schwimmhäute zwischen den Zehen fehlen (sie wären hinderlich im flachen strömenden Wasser).

Lauf und Zehen sind kräftig ausgebildet und mit dicken Hornschienen und -platten besetzt (Schutz gegen das Stoßen an Steinen). Die Krallen sind spitz und haben scharfe Kanten (zum Halten an glatten Steinen und Abstoßen am Gewässergrund).

Die Nasenöffnungen werden beim Tauchen durch Häute verschlossen (Verhinderung des Eindringens von Wasser beim Tauchen).

Ein höheres Akkommodationsvermögen des Auges durch stärkere Ausbildung der spezifischen Augenmuskulatur (Anpassung an das Sehen in der Luft und im Wasser).

Bisher wurde noch nicht auf die Strömung als möglicher Faktor der Mortalität der Wasseramsel hingewiesen, nämlich auf die durch die Strömung bedingte Bewegung der Gerölle auf dem Grunde der Fließgewässer. Besonders zur Zeit des Hochwassers verschiebt der Strömungsdruck die Steine und transportiert sie weiter flußabwärts. Die Wasseramseln stecken bei der Nahrungssuche am Gewässergrund

häufig Schnabel und Kopf mit heftigen Stoßbewegungen in alle Schlupfwinkel zwischen und unter die Steine, wie ich es bei den zahmen Vögeln in der Transportvoliere am Fluß genau erkennen konnte. Es ist möglich, daß sie dabei durch den Druck der sich verschiebenden Gesteine Verletzungen erleiden. Diese Vermutung wird noch dadurch begründet, daß ich nach Hochwasser zu verschiedenen Zeiten und an unterschiedlichen Gewässern am Ufer insgesamt drei tote Wasseramseln fand. Zwei konnten nicht mehr untersucht werden. Die dritte lag auf dem Rücken, schien völlig unversehrt und noch nicht lange tot zu sein (Oberlauf der Lüder 10. 6. 1966). Wie die Untersuchung ergab, war der Vogel an Stoßverletzungen (Wirbelbrüche und blutunterlaufene Stellen an Kopf und Hals) gestorben.

f) *Die Brutreviere im Rhithral und Potamal*

(1) Gliederung der Reviere

Cinclus ist eine streng reviergebundene Spezies, die besonders zur Brutzeit zusagende Gewässerstrecken als Brutreviere (Territorien) besetzt hält und gegen Artgenossen und gelegentlich auch gegen andere Vogelarten verteidigt. Wichtigste Bestandteile der Brutreviere sind der Nistplatz und die Bereiche des Fließgewässers, die zur Ernährung fortwährend aufgesucht werden. Außerdem benötigen die Wasseramseln schattige Stellen. Hier halten sie sich meistens auf, verbergen sich und nächtigen. In der Regel sind Neststandort, Nahrungsraum, Ruheplatz und Schlafplatz nicht weit voneinander entfernt. Die Sicherheit des Nistplatzes scheint den Vögeln wichtiger zu sein als dessen Lage zu den anderen Abschnitten des Reviers. So fand ich Nistplätze in und an Mühlen, die abseits von den Bächen und Flüssen lagen und nur durch schmale, freiliegende oder teilweise abgedeckte Mühlgräben mit diesen Verbindung hatten. Die Wasseramseln brüteten hier immer wieder, obwohl sie zur Fütterung stets eine Strecke über gehölzfreie Wiesen und Gärten fliegen mußten, weil die Niststelle, nahe am herabstürzenden Wasser beim Mühlrad gelegen, ein hohes Maß für die Sicherheit der Brut bot.

„Optische Marken" (Laven 1949) sind bestimmte Stellen im Revier wie der Anflugstein unter dem Nest, Raststeine bei der Nahrungssuche und zur Bildung der Speiballen, Schlagsteine zur Bearbeitung der Röhrenköcher der Trichopteren, Start- und Landesteine bei den Tauchjagden.

Zeigen auch alle Reviere der Wasseramseln viele gemeinsame Kennzeichen, so unterscheiden sie sich doch noch in vielen bedeutenden Merkmalen. Die Ursachen dieser Verschiedenheiten sind die unterschiedlichen Lebensbedingungen in den einzelnen Abschnitten jedes Fließgewässers.

(2) Das Choriotopgefüge

Der Bergbach besitzt in seinem Benthal mehr verschiedenartige Choriotope als der Fluß. Seine einzelnen Choriotope nehmen kleinere Areale ein und wechseln flächenmäßig häufiger einander ab, sie bilden ein feines Mosaikraster (Abb. 8). Die Rhithralbiotope sind gekennzeichnet durch die häufige Folge und relative Länge der lotischen Bachstrecken. Vor allem die steinigen, felsigen und kiesigen

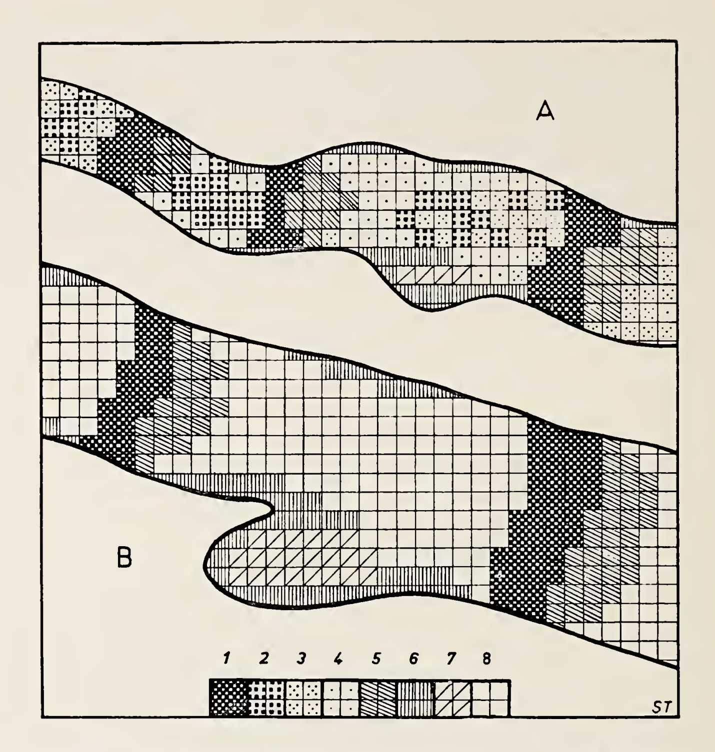


Abb. 8: Gliederung des Gewässerbodens im Rhithral, A, und Potamal, B (nach Steffan 1965).

1 = Wasserschnellen, lotische Bezirke (Eurheal),
2 = steiniger felsiger Bachgrund (Makrolithal),
3 = kiesiger Bachgrund (Mikrolithal),
4 = sandiger Bachgrund (Psammal),
5 = Stellen mit flutender Wasservegetation (Interphytal),
6 = ripicole Pflanzengesellschaften, Phragmitetalia (Epiphytal, Interphytal),
7 = schlammige Stillwasserzonen (Pelal),
8 = toniger Flußboden (Argillal).

Choriotope sind typisch. Die Mannigfaltigkeit der Kleinbiotope hat die Entwicklung verschiedener Tierarten zur Folge. Im Gegensatz dazu haben die Biotope des Flusses ausgedehnte lenitische Stillwasserzonen. Die zuweilen den ganzen Flußlauf unterbrechenden Schnellen (z. B. an Wehren) mit Flußschotter als Untergrund haben starke Strömung wie im Rhithral. Charakteristisch für das Potamal ist die geringe Zahl sich voneinander unterscheidender Choriotope. Die vorhandenen sind relativ großflächig entwickelt und wechseln einander nicht so oft ab.

(3) Die unterschiedlichen Biozönosen

Finden die Wasseramseln in allen Abschnitten der Bäche und Flüsse dieselben Nahrungsorganismen?

Die physiographischen Unterschiede zwischen den beiden Regionen Rhithral und Potamal sind erheblich. So erstaunt es nicht, daß mit Beginn des Potamal ein einschneidender Faunenwechsel festgestellt wurde.

Die Zusammensetzung des Rhithron war über eine Bachstrecke hinweg gesehen recht einheitlich. Entsprechend der Gliederung des Potamal in die Ruhigwasserstrecken und die Schnellenbereiche zeigte das Potamon dagegen zwei typische Varianten. Illies (1958) hat diese nach Käferfamilien benannt, da sie besonders konstant auf jeweils eines der genannten Substrate beschränkt sind:

Halipliden-Dytisciden-Variante der Ruhigwasserstrekken: mit z. B. *Haliplus fluviatilis* (Coleoptere), *Chloeon dipterum* (Ephemeroptere), *Asellus aquaticus* (Crustacee) und *Haemopis sanguisuga* (Hirudinee). Trichopteren fehlen fast völlig!

Dryopiden-Variante der Schnellenbereiche: mit z. B. *Helmis maugei* (Coleoptere), *Athripsodes spec.* (Trichoptere), *Baetis* div. spec. (Ephemeroptere), *Asellus aquaticus* (Crustacee) und *Erpobdella octoculata* (Hirudinee).

Die Unterschiede der beiden Lebensgemeinschaften sind erheblich. Echte Rheophile, die typische Besiedler des Rhithrals sind, treten nur in der Dryopiden-Variante auf. Die Halipliden-Dytisciden-Variante besteht aus Arten, die selbst oder mit nächsten Verwandten in stehenden Gewässern vorkommen. Das Potamal ist also eine Übergangsregion, in der sich Arten der Bach- und Seenfauna treffen.

(4) Die Reviergröße

Die Reviere der Wasseramsel im Epirhithral waren relativ lang, etwa 1 km und mehr (Abb. 9, 1). Sie umfaßten das schmale Ufer und den hier etwa 0,5—2 m breiten Wasserlauf. In Gefällsstrecken können die Reviere viel kürzer sein. So fand Schuster (1953) in der Gefällszone des Ostvogelsberges im Lautersystem Reviere, die weniger als 1 km, sogar nur 400 m lang waren. Die Wasseramseln des Hyporhithrals besiedelten im allgemeinen Gewässerstrecken von weniger als 1 000 m Länge. Der Bach war etwa 2—5 m breit. Durch die streckenweise parallel zum Hauptgewässer fließenden und dann einmündenden Wiesenbäche, durch die künstlich geschaffenen Wiesengräben und durch Windungen und Verzweigungen des Hauptgewässers und die breitere Uferzone waren die Reviere vom Metarhithral an vielgestaltiger (Abb. 9, 2). Ganz im Gegensatz zum Verhalten im Epirhithral verließen die Wasseramseln, wenn man sie getrieben hatte, an der Reviergrenze oder schon vorher den Fluß und flogen in die einmündenden Nebengewässer oder über die Wiesen zu diesen. Besonders in Zeiten der Wassertrübung (z. B. nach Wolkenbrüchen), bei Hochwasser im Hauptfluß, im Winter und bei Gefahr konnte ich die Wasseramseln dieser Reviere in den seitlichen Nebengewässern finden. Diese manchmal nur 0,5 m breiten und oft von Gehölzen umsäumten Kleinstgewässer in der Nähe des Hauptwasserlaufes boten stellenweise bessere Schutzmöglichkeiten und offenbar zeitweilig günstigere Nahrungsbedingungen als das Hauptgewässer. Durch Einbeziehen der Nebengewässer in die Reviere wurden diese viel umfassender, als wir es weiter oberhalb im Bach feststellten.

Gemeinsam war allen Revieren des Rhithrals, daß sie regelmäßig aneinandergereiht lagen und ein „Siedlungsband" bildeten. Dieses

zeigte freilich stets Lücken, die durch ständig unbesetzte Gewässerstrecken (z. B. ein mit Betonmauern ausgebauter Abschnitt in einem Dorf) oder zeitweilig unbesiedelte Reviere (z. B. wenn ein Paar oder Partner ausfiel) entstanden waren.

Im Gegensatz zum Rhithral war die Siedlungsweise im Potamal inselartig (Abb. 9, 3). Die entsprechenden Gewässer im Untersuchungsgebiet hatten eine Breite von 5—20 m. In der Regel waren es größere Mühlen mit breiten Wehren und Mühlgräben mit Baumbestand, die *Cinclus* die Möglichkeit der Ansiedlung boten. Das Wehr mit flachem strömendem Wasser, die Uferzone am Mühlgraben, besonders aber der günstige Brutplatz am Mühlrad oder unter der Steinbrücke befriedigten die Lebensansprüche der Wasseramseln. Indem der Mensch durch den Bau von Mühlen mit Wehren und Mühlgräben Flachwasserstrecken mit stärkerem Gefälle und dadurch künstlich lotische Rhithralbiotope innerhalb des Potamals schuf, hat er den Wasseramseln die Ausbreitung in der ausgedehnten Flußregion ermöglicht.

Der Vergleich der drei Reviertypen in Abb. 9 zeigt, daß zur Kennzeichnung der Größe eines Wasseramselreviers die Angabe der Länge der von einem Paar be-

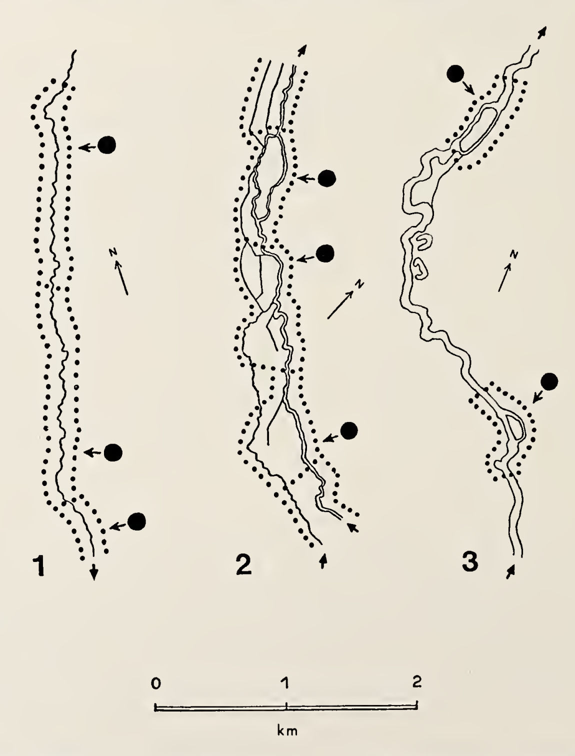


Abb. 9: Reviergrößen der Wasseramsel in verschiedenen Gewässerabschnitten der Fulda. 1 = Epirhithral, 2 = Hyporhithral und 3 = Epipotamal; Gewässer = liniert, Reviergrenzen = punktiert, Nistplätze = schwarze Kreise.

siedelten Gewässerstrecke nicht ausreicht. Die Revierlänge nimmt bachabwärts ab, entsprechend nimmt aber die Breite des Gewässers zu. Deshalb ist außer der Länge auch die Breite der Gewässerstrecke oder wenigstens der Name der betreffenden Fließwasserzone (Epi-, Metarhithral usw.) anzuführen. Auch gehören die von den Vögeln regelmäßig aufgesuchten einmündenden Nebengewässer zu den Revieren und müssen vermerkt werden. Unklar blieb zunächst, wie die Brutpaare in den Schnellenbiotopen des Potamals bei den wenigen zur Verfügung stehenden und kleinflächigen Flachwasserstellen sich und ihre Brut ernähren können, selbst wenn man berücksichtigt, daß die Vögel hier einmündende Nebenbäche aufsuchen.

Die Reviergröße darf nicht mit dem Nestabstand verwechselt werden. Der Nestabstand kann relativ gering sein, wenn die Nistplätze nahe an der gemeinsamen Reviergrenze liegen (Abb. 9, 1). Er ist weit, wenn sich die Nester an den entgegengesetzten Enden der Reviere befinden. Als geringsten Abstand von 2 besetzten Nestern fand ich 500 m (unterhalb Gersfeld an der Fulda). Die zugehörigen Reviergrößen betrugen 1 000 bzw. 900 m. Peitzmeier (1969) berichtet von zwei Revieren mit nur 150 m Nestabstand in Westfalen.

g) *Nahrungsreiche und nahrungsarme Gewässerabschnitte*

(1) Biomasse des Benthos

Die Arbeitsmethoden quantitativer Untersuchungen der Fließgewässer sind immer noch sehr unbefriedigend (Schwoerbel 1966). Wir wissen aber, daß durch das Zusammenwirken zahlreicher und verschiedener Faktoren an einer Stelle eine reiche tierische Besiedlung und schon in geringer Entfernung davon eine ausgesprochene Tierarmut herrschen kann. Ein fließendes Gewässer ist in sich in ständigem Wechsel begriffen und zwar räumlich wie zeitlich. Sein Nahrungsreichtum kann durch verschiedene Werte angegeben werden. Dabei muß zwischen der Besiedlungsdichte (Anzahl/Flächeneinheit) und der Biomasse, der augenblicklich in einem Gewässer vorhandenen Masse an organischer Substanz (Gewicht/Flächeneinheit), unterschieden werden. Produktion ist die Erneuerung der Biomasse in der Zeiteinheit. Das Nahrungsangebot für die Wasseramsel stellt dann der von ihr erreichbare und verwertbare Teil der Besiedlungsdichte bzw. Biomasse der Rheobiozönose dar.

In mehreren Wasseramselrevieren habe ich zur Feststellung der Biomasse des Benthos nach der Methode von Schräder (1932) zunächst die Besiedlungsdichte ermittelt. An mehreren verschiedenen Stellen in Schnellenbezirken wurden jeweils von 20 Steinen alle Benthostiere gewonnen und die größte Projektion der Steine (= Besiedlungsfläche) gemessen. Danach wurden die gesammelten und mit Filtrierpapier etwas getrockneten Tiere gewogen und ihr Gewicht je Quadratmeter berechnet. Die Untersuchungen in Rhithralrevieren ergab eine Biomasse an Benthosorganismen von 3 bis 10 g/m². Nach Illies (1961 a) beträgt die Biomasse des deutschen Mittelgebirgsbaches normalerweise etwa 5—15 g/m². Dies entspricht einer durchschnittlichen Besiedlungsdichte von 500—2 000 Tieren pro Quadratmeter. Die Werte der einzelnen Proben schwanken je nach Jahreszeit und Gewässerbeschaffenheit in weiten Grenzen.

Fischereifachleute haben eine Einteilung der Fließgewässerabschnitte nach ihrem Nahrungsreichtum vorgenommen (Albrecht 1959). Sie unterscheiden:

Nahrungsreichste Fließgewässer:

Gewässer mit mäßiger bis schwacher Strömung, schlammigem Boden und ausgedehnten Pflanzenbeständen. — Es sind die schon beschriebenen lenitischen Abschnitte, die ihre größte Ausbildung im Potamal haben. Sie werden von Cinclus regelmäßig in der Uferzone aufgesucht. Der Nahrungsreichtum bezieht sich auf Arten, die nicht zu den spezifischen Nahrungstieren der Wasseramsel gehören und im Schlamm leben.

Gewässer mit schneller Strömung und Steingrund (mittlere Größe der Steine). Dichte Besiedlung mit Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenlarven.

Diese Strecken wurden bereits als lotische Gewässerabschnitte gekennzeichnet. Sie bilden den größten Teil des Rhithrals. Im Potamal bestehen ähnliche Lebensräume an Wehren und Geröllstrecken. Dieser Gewässertyp ist der am häufigsten aufgesuchte Nahrungsbezirk und überhaupt der typische Lebensraum der Wasseramsel.

Fließgewässer mit mittlerem Nahrungsreichtum:

Gewässer mit schwacher Strömung, Schlammablagerungen und ohne Unterwasserpflanzen. Die Uferregion wird von den Wasseramseln nur vorübergehend aufgesucht.

Gewässer mit schneller Strömung und grobem Kies oder Felsbrocken auf der Bachsohle. Im Untersuchungsgebiet bildet dieser Gewässertyp weite Abschnitte des Epirhithrals. Für die Wasseramseln sind stellenweise günstige natürliche Nistgelegenheiten an Felsen, Baumstämmen und Wasserfällen. Ständiges Brutgebiet der Wasseramsel.

Nahrungsarme Fließgewässer:

Gewässer mit mäßiger Strömung, Substrat aus feinem Kies, Sand, hartem Boden oder glattem Felsgrund. Wasserpflanzen fehlen. Ephemeropteren-, Plecopteren- und Trichopterenlarven sind selten. Zur Nahrungsaufnahme nur gelegentlich von Wasseramseln aufgesucht.

(2) Lotische Bezirke im Potamal

Während die in den Rhithralbiotopen bestehenden Wasseramselreviere ähnliche Lebensbedingungen aufwiesen (ausgedehnte lotische Bezirke), bestand zwischen diesen und den im Potamal gelegenen Revieren ein größerer Unterschied. Es wurde schon darauf hingewiesen, daß den Wasseramseln in diesen im Potamal isoliert liegenden Biotopen nur relativ kleinräumige lotische Bezirke, nämlich vom Menschen geschaffene Wehre oder natürliche Geröllstrecken zur Verfügung standen. Wie konnten die Wasseramseln dieser Reviere ihren Nahrungsbedarf decken?

Nach den Angaben von Illies (1958) haben diese kurzen lotischen Potamalabschnitte sowohl gegenüber den Stillwasserstrecken desselben Flusses als auch im Vergleich zu den entsprechenden lotischen Abschnitten des Rhithrals eine erheblich höhere Besiedlung an benthischen Organismen. Nur ein Fließwasserbiotop hat eine ähnlich hohe oder noch höhere Benthos-Besiedlung: die Teich- und Seeausflüsse.

Sowohl in den Schnellen der Flüsse als auch in den Ausflüssen von stehenden Gewässern wird das Gros der Benthostiere von solchen Formen gebildet, die zum Ernährungstyp der Filtrierer gehören, wie vor allem die fangnetzbauenden Trichopterenlarven (z. B. *Hydropsyche* spec., *Polycentropus* spec.) und die Simulium-Larven. Da diese Tiere aus dem vor den Schnellen liegenden langen Stillwasserabschnitt sehr reichlich Plankton erhalten, treten sie in besonders großen Mengen auf. Illies (1956 a) stellte in lappländischen Waldbächen im normalen Bachlauf 2,8 g/m², 200 Meter nach einem Seeauslauf 14,5 g/m² und im Seeausfluß 67 g/m² Biomasse fest. Needham (nach Albrecht 1959) fand unterhalb einer Talsperre in Californien 105 g/m² und Albrecht (1959) unterhalb von Talsperren an der Saale/Thüringen bis 60 g/m² Biomasse.

Pastuchow (1961) berichtete, daß am Ausfluß der Angara aus dem Baikalsee, wenn der See zufriert, auf einer 6—15 km langen eisfreien Strecke alljährlich viele Wasseramseln überwintern. Im Winter 1958/59 wurden hier 50 und 1959/60 sogar 93 überwinternde Wasseramseln gezählt, als sich die eisfreie Strecke bis auf 6—8 km verkleinert hatte. Zu diesem Abschnitt der Angara kamen die Vögel deshalb, weil hier die Strömungsgeschwindigkeit am größten war und die Wassertiefe im Uferbereich nur 0,8 m betrug. „Den Gewässergrund suchen die Wasseramseln auf, weil er ein gutes Substrat für die Bodentierwelt, insbesondere Gammariden ist, der Grundnahrung der Wasseramsel." Die Anzahl der auf so relativ kurzer Strecke überwinternden Wasseramseln ist die höchste, die ich in der Literatur über Ansammlungen von dieser Vogelart finden konnte. Auch der von Pastuchow angegebene von R. A. Golyschkina 1957 ermittelte Wert der Biomasse des Geröllbodens der Angara in der Ausflußstrecke von 1 327 g/m² überragt bei weitem alle vorher angegebenen Werte.

Der große Nahrungsreichtum der oft kleinräumigen Fluß- und Ausflußschnellen war offenbar der eigentliche Grund für die regelmäßige Besetzung dieser Brutreviere. Allerdings hatte Cinclus im Untersuchungsgebiet viele solche Stellen wegen Mangel an Nistplätzen durch Mühlenumbau, wegen Abschlagen der Ufergehölze oder Wasserverunreinigung und Vernichtung der Nahrungstiere verlassen. Die hohe Nährtierdichte der Potamal-Schnellenbezirke erklärt schließlich auch die Feststellung der Avifaunisten, daß sich Wasseramseln an natürlichen lotischen Flußstrecken als auch an von Menschen errichteten Flußwehren im sonst unbesiedelten Norddeutschen Tiefland und Dänemark durchziehend und im Winter aufhielten, sich ansiedelten und vereinzelt brüteten (Holmbring und Kjedemar 1968, Mortensen 1969, Gedat und Schulze 1971).

3. Das Beziehungsgefüge aller Umweltfaktoren der Wasseramsel

a) *Monotop und Monozön*

Auf die besonderen Schwierigkeiten ökologischer Studien an Vögeln wies schon Palmgren (1941) hin. Nach ihm ist der Komplex der ökologischen Beziehungen der Vögel derart verwickelt, daß eine Kausalanalyse selbst nur in bezug auf einzelne Arten lückenhaft werden muß. Neuerdings befaßte sich Mauersberger (1970) mit grundlegenden Begriffen der Ökologie der Vögel und stellte fest, daß die Verwendung der Begriffe Biotop und Monotop in der Ornithologie problematisch sei, da es sich um nicht ortsgebundene Tiere handele. Vögel könnten in einer Gegend oder zeitweise in

diesem Biotop, in einem anderen Land oder zu einer anderen Zeit in jenem Lebensraum vorkommen.

Cinclus gehört sogar drei Lebensräumen an: Land, Wasser und Luft. Besonders der ständige Wechsel im Aufenthalt dieses Vogels zwischen Ufer und strömendem Wasserlauf ist typisch, und es gibt keine andere Singvogelart, die in ähnlicher Weise „amphibisch" lebt. Aus diesen Gründen ist die ökologische Erforschung der Wasseramsel besonders schwierig, und es bedarf noch vieler gründlicher Einzeluntersuchungen, um das differenzierte Umweltgefüge dieser Art einmal überschauen zu können.

Habitat der Wasseramsel wird hier verstanden als ihr spezieller Wohnort, ihr bestimmtes Revier oder ein Teil ihres Reviers — wie eine schattige Bachstrecke oder Schnelle, wo ich sie regelmäßig antreffen konnte (im Sinne Schwerdtfegers 1963).

Der Monotop ist umfassender als das Habitat und meint den Wohnort, die Lebensstätte einer bestimmten Wasseramsel oder der Art *Cinclus* und alle für deren Existenz notwendigen Voraussetzungen, die dieser Wohnort bietet.

Die Biotope Wasserlauf und angrenzender Ufersaum mit Gehölzgürtel und darüber befindlichem Luftraum bilden mit ihren Lebensgemeinschaften ein übergeordnetes Ökosystem, das man als Fließgewässer im weiteren Sinne bezeichnen kann. Der Monotop der Wasseramsel reicht in alle drei Biotope dieses Ökosystems höherer Ordnung hinein. Das Monozön von *Cinclus*, das Beziehungsgefüge zwischen Individuum oder Art und seiner spezifischen Umwelt (Friederichs), ist dem dreigliedrigen Monotop entsprechend ein weitreichendes Wirkgefüge. Im Querprofil des Fließgewässers hat es Anteil an den verschiedenen Biozönosen der Ufer, des Wassers und des Luftraumes. Auch im Längsprofil finden wir *Cinclus* in allen Biozönosen des Epi-, Meta- und Hyporhithrals sowie des Epipotamals.

Die Verwendung des Begriffspaares Monotop-Monozön ist in der Ökologie der Wasseramsel insofern leichter möglich als bei anderen Vogelarten, weil jeder einzelne Brutvogel außerordentlich eng an seinen Monotop, der gewöhnlich als Brutrevier bezeichnet wird, gebunden ist, und die Art überall in ihrem Areal einander sehr ähnliche Lebensräume, lotische Abschnitte der Fließgewässer, besiedelt. Dies kennzeichnet *Cinclus cinclus* als eine typisch stenotop-stenocoenose Art.

b) *Ökologische Valenz*

Das Monozön einer Wasseramsel stellt ein komplexes System vieler Einzelfaktoren dar, die mit unterschiedlichem ökologischem Gewicht zur Wirkung kommen und verschiedenartig korreliert sein können. Wie in den vorigen Kapiteln festgestellt wurde, vermag *Cinclus* den dominierenden Umweltfaktor des Fließgewässers, die Strömung, auch in seinen geringen, vor allem in seinen mittleren, hohen und höchsten Intensitäten zu ertragen, zu überwinden und auszunutzen. Sie ist somit euryrheob. Aber auch die ökologische Valenz der anderen Umweltfaktoren ist nicht so eng wie bisher angenommen wurde. Selbst der als typisch geltende Lebensanspruch der Wasseramsel auf „ganz reines Wasser" hat sich in dieser übertriebenen Fassung als unzutreffend erwiesen. *Cinclus* zeigt in seinem Monozön eine relativ weite Anpassungsfähigkeit an das Faktorenspektrum, was erst durch die ungünstigen anthropogenen Einflüsse der letzten Jahre deutlich wurde. Sie ist eine stenocoenose Art, deren Beziehungsgefüge in mancher Hinsicht euryöke Merkmale aufweist.

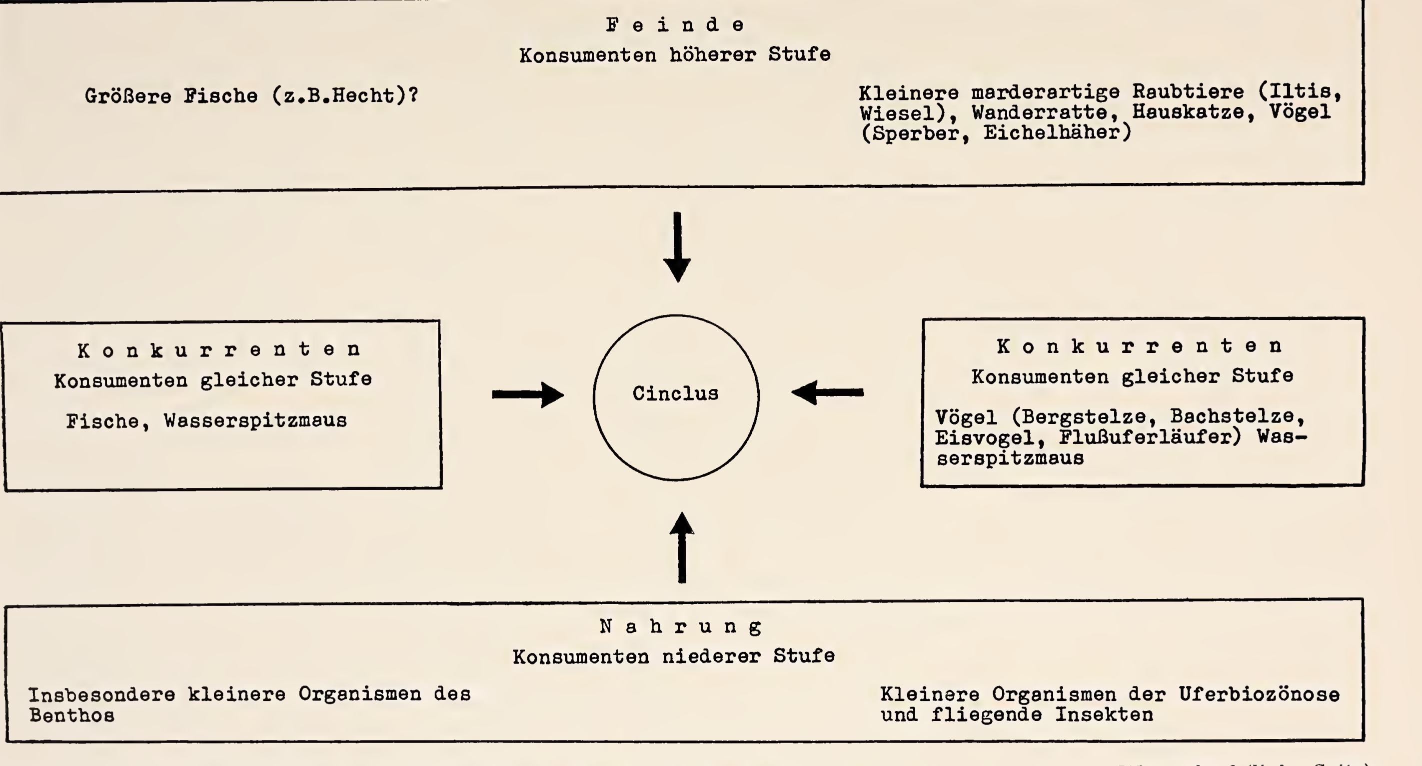


Abb. 10: Die Stellung von *Cinclus* im Gefüge der biotischen Faktoren seines Monozöns, das sich in den Wasserlauf (linke Seite), das Ufer und den darüber befindlichen Luftraum (rechte Seite) erstreckt.

c) *Konsumenten verschiedener Stufe*

Die Anpassung an den Wasserlauf, die in der Fähigkeit in das Wasser einzudringen und die Strömung zum Tauchen zu nutzen besteht, ermöglicht der Art, zum nahrungsreichen Benthos vorzudringen. Offenbar ist der Nahrungsreichtum dieser Stratozönose groß. Da die Siedlungsdichte von *Cinclus* gering ist, kann keine bedeutende Konkurrenz — auch nicht mit den Fischen — bestehen. Ebenso lassen die Lebensbeziehungen der Wasseramsel zu Konsumenten gleicher Stufe im Bereich des Ufers keine auffallende Konkurrenz erkennen (Abb. 10). Die hier dieselben Beutetiere jagenden Vogelarten und Säuger verteilen sich über die ausgedehnte Uferzone. Nur gelegentlich kommt es zum Androhen oder intensiverem Abwehrverhalten gegen in das Revier eingedrungene Vögel. *Cinclus* hat gegenüber diesen Arten eine größere ökologische Potenz, weil die Wasseramseln sowohl am Ufer als auch in der Luft und im Wasser jagen können. Je nach den lokalen und jahreszeitlichen Bedingungen vermag *Cinclus* von einem Bereich seines Monotops zu einem anderen auszuweichen. Selbst im Winter, wenn das Ufer keine Nahrung mehr bietet und eine Eisdecke die Gewässer bedeckt, verlassen die Wasseramseln, solange noch Zugang zum Gewässergrund besteht, das Fließgewässer nicht, weil das Benthos genug Nahrung bietet. Die Feinde, Konsumenten höherer Stufe, können den Altvögeln nur selten gefährlich werden, um so mehr aber den Nestlingen. Trotzdem sind die Verluste, die die Population in manchen Jahren durch biotische Umweltfaktoren erleiden muß, gering, wenn man sie mit den Schäden durch abiotische Einflüsse, insbesondere das Hochwasser, vergleicht.

d) *Ökologische Nische*

Der Begriff der „ökologischen Nische" gehört im Unterschied zum Monotop-System einer anderen Betrachtungsweise an. Nach Odum (1963) versteht man darunter die Rolle, die der Organismus im Ökosystem spielt. Habitat und Monotop sind sozusagen die „Adresse" und die Nische der „Beruf". Nach Mauersberger (1970) sollte dieser Begriff, wie ihn Mayr 1963 definierte, „als die Art und Weise, wie eine Spezies ihren Lebensraum nutzt" verwendet werden.

Die ökologische Nische der Wasseramsel ist ihre spezifische Funktion im Ökosystem des Fließgewässers. Der nischenökologische Gesichtspunkt stellt die eigene Aktivität der Vögel und hier besonders die wesentlichen Lebensäußerungen in den Vordergrund, z. B. die Art der Nahrung, die Nahrungssuche (Abb. 11), den Nahrungserwerb, die Jagdgebiete und Jagdzeiten. Ähnlich bedeutungsvolle Beziehungen bestehen zwischen dem aktiven Vogel und seiner Umwelt im Funktionskreis der Fortpflanzung oder gegenüber seinen Feinden.

Die Anpassung der Wasseramsel entspricht nicht nur den räumlichen Bedingungen ihres Monotop-Monozön-Systems, sondern auch dessen zeit-

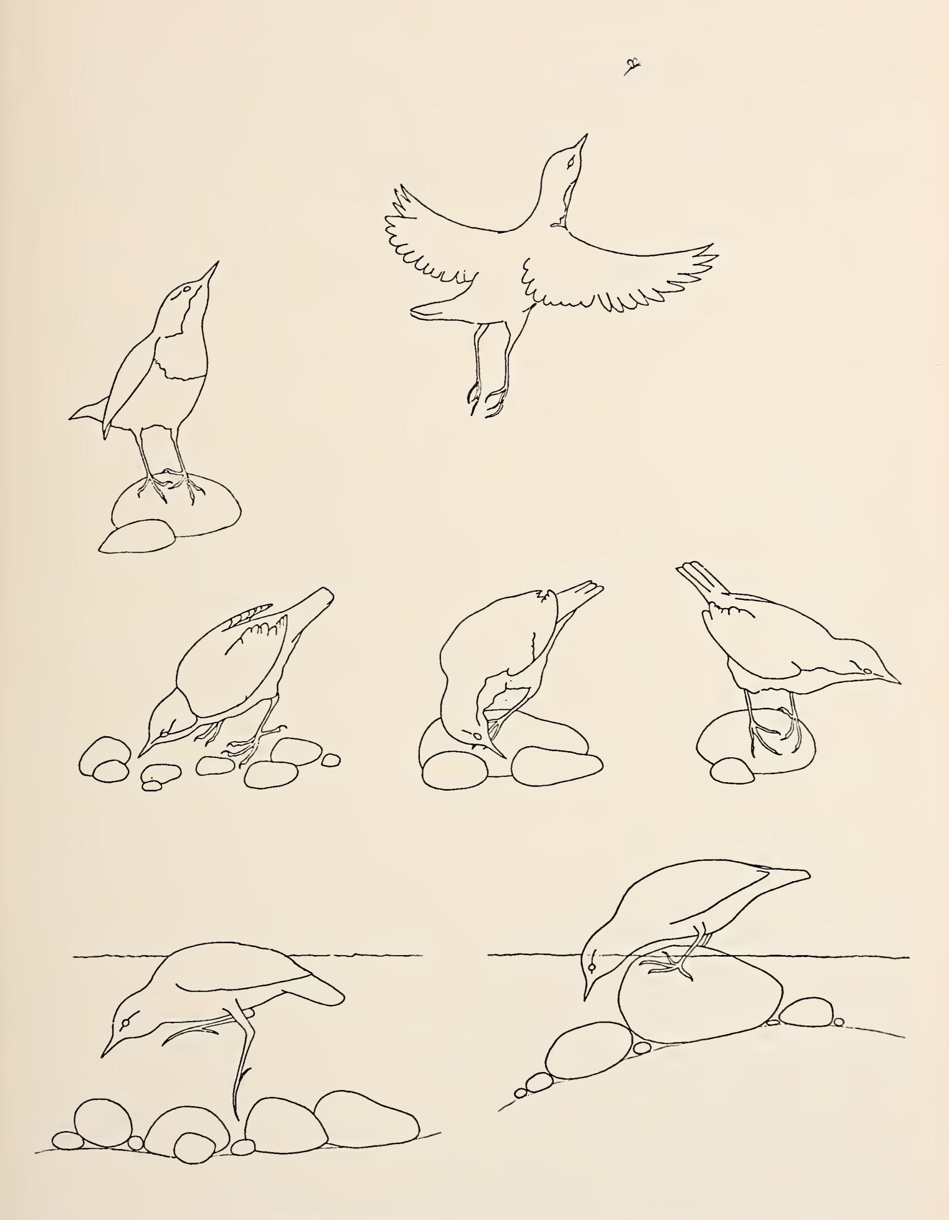


Abb. 11: Die „ökologische Nische" der Wasseramsel, aufgezeigt an der Nahrungssuche der Vögel: die Jagd nach fliegenden Insekten (oben), nach Beutetieren am Ufer (mitten) und im Wasser (unten). Gezeichnet nach Fotos und Filmaufnahmen.

lichen Änderungen. Die Dynamik im Ökosystem des Fließgewässers findet ihren Ausdruck in den Aktivitätsrhythmen der Fließwasserorganismen wie den Flugzeiten der Wasserinsekten (Illies 1971) und der organismischen Drift (K. Müller 1954). So sind entsprechende Verschiebungen der Nische der Wasseramsel zu erwarten. Dem sich ändernden Nahrungsangebot passen sich die Wasseramseln im Jahresrhythmus an. Jeder Einzelvogel durchläuft im Laufe des Jahres Phasen unterschiedlicher Aktivität gegenüber seiner Umwelt. So bestehen deutliche Unterschiede zwischen Brutzeit und Mauserzeit. Im allgemeinen halten sich wandernde Wasseramseln (meist Jungvögel) an strömungsreichen Gewässerstrecken zur Nahrungssuche auf (stenotopes Verhalten), wie es als typisch für die Art bezeichnet wurde. Doch können sie auch stehende Gewässer, Kanäle, Gräben, schmale Rinnsale, Flüsse und Ströme, sogar Meeresküsten aufsuchen (heterotopes Verhalten).

e) *Ökologische Vikarianz*

Bekannt ist die Revierverteidigung der Wasseramseln zur Brutzeit gegenüber Artgenossen (intraspezifische Konkurrenz). Von besonderem Interesse für die Autökologie ist die Konkurrenz zwischen *Cinclus cinclus* und einer verwandten Art, wie sie in Asien beobachtet werden kann (interspezifische Konkurrenz).

Schäfer (1938) stellte in Tibet fest, daß sich *Cinclus cinclus przewalski* und *Cinclus pallasii souliei* (die Braune Wasseramsel) sowohl ökologisch als auch biologisch deutlich voneinander unterscheiden. *Cinclus cinclus* kann als Charaktervogel für alle eisigen Bäche der hochalpinen Zone von 4 000 m an aufwärts und auch oberhalb der Baumgrenze bis 5 300 m bezeichnet werden. In allen tiefer gelegenen Bergflüssen kommt er seltener und mit *C. pallasii* zusammen vor. *C. cinclus* ist viel ubiquitärer, d. h. seine ökologische Valenz ist größer als die der verwandten Art. *Cinclus pallasii* nennt Schäfer die Flußwasseramsel, weil sie an breiten Flüssen mit tiefem Wasser in warmer subtropischer Umgebung auftritt. Sie soll auch mehr waten und weniger tauchen als *C. cinclus*. Die Braune Wasseramsel ist in Tibet ein subtropischer Eindringling. Im Gegensatz zur anderen Art geht sie in den Gebirgen nicht über 3 500 m hinaus. Sie kommt in den hochalpinen Bezirken und in den paläarktischen Steppengebieten des hohen Tibet nicht mehr vor.

Nach Angaben Schäfers unterscheiden sich also beide Arten durch Verbreitung und Monotop. Auch scheint *Cinclus pallasii* eine unterschiedliche ökologische Nische einzunehmen, worauf die Angaben über verschiedene Jagdweisen im Wasser hinweisen. *Cinclus cinclus* ist offenbar mehr an lotische, *C. pallasii* mehr an lenitische Gewässer gebunden. Da das Rhithral (besonders Epi- und Metarhithral) überwiegend lotische, das Potamal (besonders Meta- und Hypopotamal) fast nur lenitische Biotope haben, ist die Verbreitung verständlich. Dort, wo beide Arten gemeinsam auftreten (vermutlich im Hyporhithral und Epipotamal), wird die Braune Wasseramsel

mehr die Ruhigwasserstrecken, die „gewöhnliche Art" aber mehr die Wasserfälle und Schnellen besiedeln.

Beide Art befinden sich in ökologischer Vikarianz. Diese Erscheinung, daß verwandte Formen einander im Laufe des Fließgewässers im Vorkommen ablösen, zeigen viele Benthosbesiedler (besonders Insektenlarven) so deutlich, daß darauf die biozönotische Gliederung der Fließgewässer gründet (Illies 1961 a, b).

F. ERNÄHRUNGSÖKOLOGIE

I. Einführung

Die Ernährung einer Vogelart ist ein vielschichtiger Fragenkomplex. Wegen des Umfanges der vorgesehenen Arbeiten und der Problematik quantitativer Analysen im Fließgewässer habe ich mich auf die Untersuchung der systematischen Zugehörigkeit der Beutetiere und deren Anteile in der Nahrung der Wasseramsel beschränkt. Dabei wurde auf die Verschiedenheit der aufeinanderfolgenden Rheobiozönosen im Gewässer und die Änderung der Nahrungstier-Bestände im Laufe des Jahres besonders geachtet, um Korrelationen festzustellen.

Schon Christoph Ludwig Brehm (1822) und zuletzt H. Kramer (1968 b) forderten eine erste übersichtliche Zusammenstellung der Nahrungstiere der Wasseramsel in einer grundlegenden Analyse.

II. Spezieller Teil

1. Beobachtung der Wasseramsel mit Beute im Lebensraum

Wasseramseln können gegenüber Menschen, wie z. B. an Mühlen, in Dörfern und Städten recht zutraulich werden. Draußen am freien Gewässer aber sind sie gewöhnlich sehr scheu. Dem Ornithologen ist es deshalb nur selten möglich, die Wasseramseln bei der Suche, Erbeutung und Zubereitung der Nahrung zu beobachten. Selbst mit einem guten Fernglas konnte ich die Beutetiere im Schnabel der Vögel nicht bestimmen. Es war eher möglich, aus der Jagdweise und dem Verhalten bei der Nahrungszubereitung auf die Art der Beutetiere zu schließen. Als eine bessere Methode erwies sich das Ansitzen im Tarnzelt nahe am Nest. Meist kamen die Vögel erst zu einer bestimmten Stelle (einem herausragenden Stein) unter dem Nistplatz, bevor sie das Nest zur Fütterung anflogen. Befand sich das Tarnzelt nahe an dieser Stelle, so konnte ich die Altvögel aus 1—3 m Entfernung sehen, fotografieren und filmen (Abb. 12 und 13).

Vom Tarnzelt konnte ich zwar recht gut erkennen, wie die Vögel nach der Fütterung in Nestnähe weiteres Futter suchten. Meistens brachten die Alt-

vögel aber Beute aus entfernteren Abschnitten ihres Reviers heran. Eine sichere Identifizierung der Beutetiere war aber auch durch Beobachtung mit dem Fernglas vom Tarnzelt aus nicht möglich. Auch die Fotos reichten, wie die Abbildungen 12 und 13 (trotz Vergrößerung) zeigen, nicht aus, um die Tierchen befriedigend bestimmen zu können. Ebenso bestätigte die Auswertung zahlreicher Fotos aus der Literatur diesen Befund.

Hoffmann (1955) gibt allerdings an, daß er vom Schirm aus beobachtete, wie die Wasseramseln einen Schwarm Eintagsfliegen gezehntet und wie sie Gnitzen (Ceratopogonidae) aufgelesen haben. Er hat sicher nicht die winzigen, nur 2 mm großen Imagines der Gnitzen mit dem Fernglas genau bestimmen können, sondern wohl nachher auf den betreffenden Steinen noch andere dieser Tierchen vorgefunden.

Waren die Nestlinge noch klein, so brachten die Wasseramseln viele und sehr kleine Tiere im Schnabel. Bei älteren Nestlingen wurden dicke Trichopterenlarven und andere größere Beutetiere herangebracht, die dann schon eher, aber auch nur unsicher nach ihrer systematischen Zugehörigkeit erkannt werden konnten. Auch brachte ein Vogel einmal ein Fischchen quer im Schnabel. Kiepenheuer (1962) konnte ebenfalls nur ungenaue Angaben über die systematische Zugehörigkeit der verfütterten Nahrungstiere ma-



Abb. 12: Futtertragende Wasseramsel mit zwei fetten *Tipula*-Larven (nicht genau zu erkennen), einer Ephemeropteren-Imago und kleineren Beutetieren.

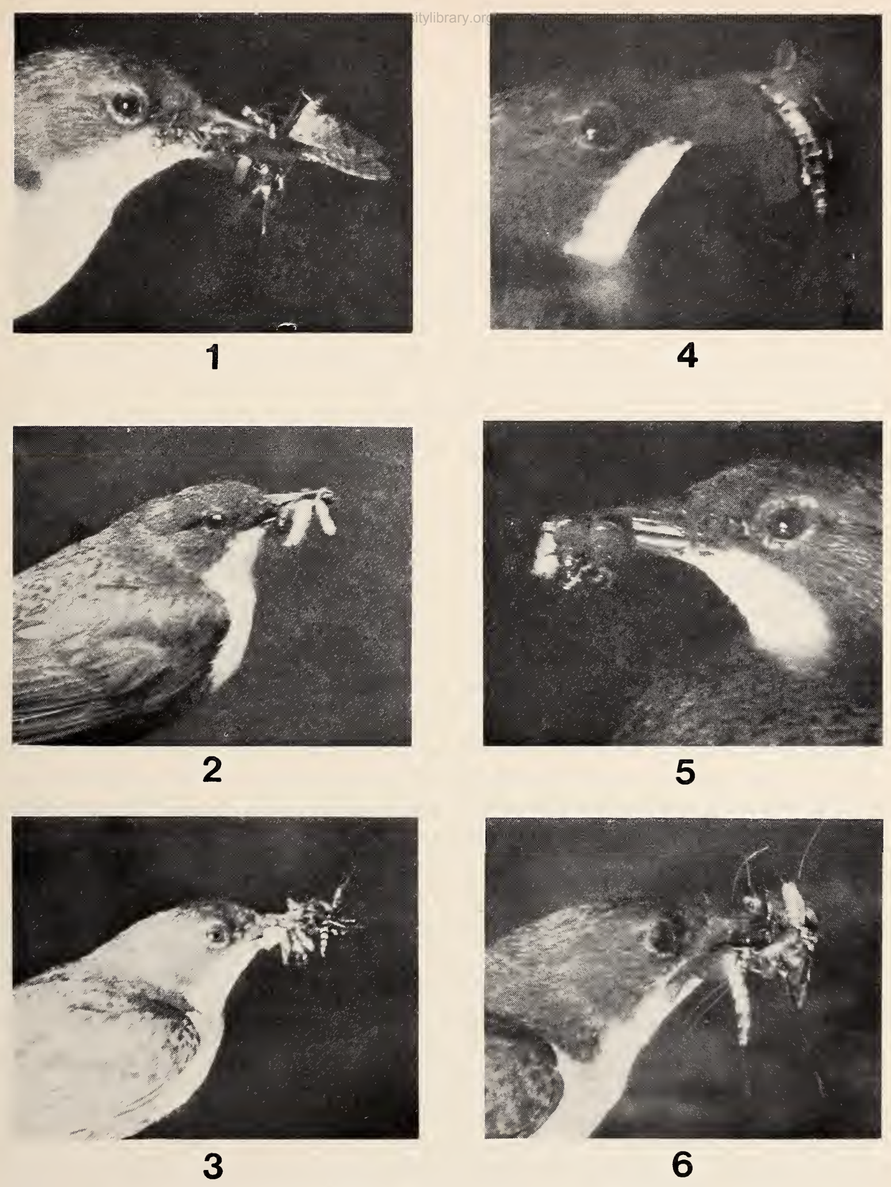


Abb. 13: In Nestnähe fotografierte futtertragende Wasseramseln.
Von den zahlreichen Beutetieren, die den Nestlingen gebracht wurden, konnten mit Hilfe der Fotos nur einzelne — und diese nur ungenau — bestimmt werden:

1 = Verschiedene Beutetiere. Das vorderste Tier ist eine Ephemeroptera-Subimago (drübe Flügel).
2 = Drei Trichoptera-Larven aus Röhrenköchern. Weitere Bestimmung unmöglich.
3 = Zahlreiche unbestimmte kleine Beutetiere, das vorderste vielleicht eine Skorpionfliege *(Panorpa* spec.).
4 = Große Subimago von *Ephemera* spec.
5 = Zwei Larven von *Rhyacophila* spec. (Nachschieber zu erkennen).
6 = Sehr viele und verschiedene Beutetiere, darunter eine Ephemera spec. — Subimago.

chen, obwohl er aus 3 m Entfernung vom Nest und mit dem Fernglas beobachtete. Selbst Fischchen waren nicht in allen Fällen genau zu erkennen. Durch Beobachtung am Gewässer ist eine objektive Feststellung des Fischfanges nur selten, eine Beurteilung des Umfanges des Fischanteils in der Wasseramselnahrung überhaupt nicht möglich.

Die Beobachtung vom Tarnzelt aus ergab, daß die Wasseramseln auch viele Landtiere erbeuteten. Insbesondere verzehrten sie sehr viele für das menschliche Auge unauffällige und zarte Tiere wie Fliegen, Spinnen, Imagines von Wasserinsekten u. a. Die beobachteten Wasseramseln pickten häufig vom Boden, von Steinen und Pflanzen des Ufers die kleinen Organismen. Daraus muß man auf einen hohen Anteil dieser Tierarten an der Gesamtnahrung schließen.

So kann die Feldbeobachtung zwar wertvolle Hinweise zur Frage nach der Art der Nahrung liefern, sie reicht aber nicht zur Aufstellung einer vollständigen Nahrungsliste der Wasseramsel aus.

2. Sammlung von Nahrungsresten

Eine einfache Methode, die Nahrung einer Vogelart zu erkunden, ist das Sammeln von Nahrungsresten. Bei den Exkursionen an die Gewässer des Untersuchungsgebietes habe ich stets nach solchen gesucht. Da aber auch andere Vogelarten und Kleinsäuger zur Biozönose der Fließgewässer gehören und von ähnlicher Beute wie die Wasseramsel leben, ist man gezwungen, stets darauf zu achten, daß es sich bei den vorgefundenen Überresten auch wirklich um solche der Wasseramselmahlzeiten handelt. Hatte ich den Vogel bei Behandlung und Verzehren der Beute beobachtet und die zurückgelassenen Teile schließlich gesammelt, so bestand kein Zweifel über die Zugehörigkeit der Nahrungsreste. Einige Male habe ich versucht, Wasseramseln bei der Nahrungszubereitung und beim Verzehren der Beute zu überraschen und ihnen die Beute abzujagen, doch nur in 1—2 Fällen ließen sie die Beute oder Reste (Gehäuse der Trichopteren) zurück. Zweimal gelang es Richter (1955), einem Vogel die eben gefangene Beute *(Cottus gobio)* durch rasches Zuspringen abzujagen.

Gewöhnlich fand ich Nahrungsreste am Ufer oder auf aus dem Wasser herausragenden Steinen und suchte festzustellen, welches Tier diese Teile zurückgelassen hat. Nur beim Fund der meist auf Steinen liegenden Trichopterenköcher konnte ich mit Sicherheit sagen, daß es sich um Nahrungsreste von *Cinclus* handeln mußte, weil ich mehrfach am Gewässer und an Käfigvögeln Erbeutung und Behandlung dieser Köcher beobachtet hatte (Jost 1972). Keine Tierart der Fließgewässer außer der Wasseramsel kann diese Gehäuse mit Larven auf die Steine bringen, die Larven herausschleudern, verzehren und die leeren Köcher unversehrt liegen lassen. Auch die Wasserspitzmaus *(Neomys fodiens)* erbeutet die Köcher, behandelt sie aber wahrscheinlich anders. „Sie zerbeißt das Vorderende des Köchers, um

an das Räupchen gelangen zu können. Wenn man also Hülsen ohne Vorderrand findet, dann ist der Täter in der Regel dieser kleine Insektenfresser" (Klaas, briefl. 1967).

Andere Nahrungsreste, wie zum Beispiel Flügel von *Tipula* und Libellen, Flügelteile und leere Schneckengehäuse konnten nicht mit Sicherheit als Überreste von *Cinclus*-Mahlzeiten erkannt werden und wurden deshalb nicht gesammelt. Am 31. 7. 1965 konnte ich auf Basaltblöcken am Ufer im Oberlauf der Hochwasser führenden Schwarza (östlicher Vogelsberg) Panzerreste von *Astacus fluviatilis* finden. Es handelte sich um mindestens 5 mittelgroße Tiere. Ein fast ganz erhaltener hohler Cephalothorax wies 2 Öffnungen und ein feines Loch auf, die wahrscheinlich durch einen kleineren Vogel (etwa drosselgroß) mit dem Schnabel geschlagen worden waren. Da sich in diesem Bachabschnitt gerade ein kräftiges Wasseramselmännchen aufhielt, lag die Vermutung nahe, *Cinclus* für den Fang, die Zerlegung und das Ausfressen der Weichteile der Flußkrebse verantwortlich zu machen. Auch der hohe Wasserstand kann als Hinweis für dieses mögliche außergewöhnliche Beuteverhalten von *Cinclus* gelten, da Wasseramseln bei Hochwasser wenig Nahrung haben und Flußkrebse aus ihren Verstecken kommen.

Die von 1965 bis 1969 gesammelten 750 Nahrungsreste waren sonst ausschließlich leere Gehäuse der Trichopteren, die fast alle unversehrt waren und aus allen Gewässerabschnitten des Untersuchungsgebietes stammten. Ein großer Teil der Larven und alle Puppen dieser Insektenordnung bauen um ihren Körper Gehäuse. Ähnlich wie die Speiballen fand ich die zurückgelassenen Gehäuse oft nahe bei Kotklecksen. Auch wurden abgelegte Gehäuse durch Witterungseinflüsse weggeschwemmt und abgeweht. In Trockenzeiten blieben sie aber lange Zeit liegen. (z. B. Ulster, Sommer 1964). Die Bestimmung der gesammelten Gehäuse war schwierig. Lediglich nach den Gehäusen allein kann man gewöhnlich nur auf die Zugehörigkeit zu einer Familie, bestenfalls auf eine bestimmte Gattung schließen (W. Sattler, mdl. 1966). Je nach Gewässer, Baumaterial, Art, Alter und Jahreszeit variieren die Köcher mancher Familien erheblich. Die Gehäuse werden auch immer weitergebaut, manchmal mit anderem Material (z. B. *Stenophylax*) und vergrößert. „Hinsichtlich der Wahl des Materials zum Köcherbau zeigen die Limnophilidae die größte Variationsbreite, während zum Beispiel die Sericostomatidae sich viel mehr an ein bestimmtes Material halten" (Wesenberg-Lund, 1943). Das Verhalten der Trichopterenlarven wurde vor allem durch Wasserstandsänderungen beeinflußt. War der Wasserspiegel infolge Trockenheit im Sommer gesunken, so krochen die sonst versteckt lebenden und wenig regsamen Larven mit ihren Gehäusen umher und konnten leicht von den Wasseramseln erbeutet werden.

Übersicht: Die von der Wasseramsel zurückgelassenen und von mir gesammelten Trichopterengehäuse

Rhyacophilidae

Rhyacophila spec.: Nur zwei Reste von Puppenköchern gefunden (Döllbach). Die grobsteinigen, relativ großen und flachen Gehäuse befinden sich auf der Steinunterseite fest angeheftet, oft

viele dicht nebeneinander. *Cinclus* kann sie wohl gewöhnlich nicht ablösen oder öffnen.

Agapetus spec.: Einzelne leere Köcher gesammelt in Gebirgsbächen (Eisgraben, Lauter). Die Wasseramsel vermag wahrscheinlich die etwa 1 cm großen transportablen Larvengehäuse zu erbeuten.

Limnophilidae: Die Mehrzahl der von mir gesammelten Köcher aus Wasseramselmahlzeiten gehörten Larven aus dieser artenreichsten Trichopterenfamilie. Es sind eruciforme Larven mit auffälligen röhrenförmigen transportablen Köchern.

Limnophilus-Gruppe, *bes. Anabolia* spec.: Diese Köcher, die durch angeheftete Planzenteile auffielen, in den Revieren der breiteren Gewässer (lenitische Abschnitte), besonders an Döllbach, Lüder und Fulda gefunden. Am Ufer der Lüder entdeckte ich am 9. 6. 1966 unterhalb Bimbach allein 70 solche Röhrenköcher auf einem Sandstein, der sich vielleicht zum Aufschlagen der Köcher („Schlagstein") gut eignete und von einer oder mehreren Wasseramseln häufig aufgesucht worden ist.

Stenophylax-Gruppe, bes. *Stenophylax* spec., *Drusus* spec.: Entsprechend dem Vorkommen dieser rheobionten Trichopterenlarven fand ich auch ihre aus Steinchen gebauten Köcher an den schneller fließenden Gebirgsbächen (lotische Bezirke) des Untersuchungsgebietes, z. B. viele nach dem niederschlagsarmen Sommer auf Steinen in der Ulster (1964).

Sericostomatidae Goerinae, *Silo* spec.: Die Larven dieser Gattung fügen größere Steine lateral an die Köcher, um sie abzuflachen. In allen Monaten konnte ich einzelne dieser kleinen Köcher in verschiedenen Gewässern sammeln.

Sericostomatinae, *Sericostoma* spec.: Die etwas gebogenen und aus feinen Sandkörnchen bestehenden Röhrenköcher fand ich verschiedentlich am Ufer schnell fließender Gewässer.

Die Liste gibt nur einen ganz bestimmten Teil der Beutetiere von *Cinclus* an: die Larven (und Puppen) der eruciformen Trichopteren, die Gehäuse bauen. Ob auch campodeoide Trichopterenformen, deren Larven keine Gehäuse bauen, verzehrt werden und in welchem Verhältnis zu jenen, muß mit anderen Methoden festgestellt werden.

Unter den hier aufgezeichneten Beutetieren nehmen die *Limnophilus*-Gruppe und die *Stenophylax*-Gruppe die erste Stelle ein. Nach der großen Zahl der gefundenen Köcher dieser Tiere zu urteilen, müssen sie einen bedeutenden Teil der Nahrung von *Cinclus* ausmachen.

3. Sammlung und Untersuchung der Speiballen

a) *Allgemeines*

Uttendörfer (1943) hat das Aufsammeln der Speiballen an den Warteplätzen des Grauschnäppers (*Muscicapa striata*) und der Rotschwänze (*Phoenicurus* spec.) bald wieder aufgegeben, weil die Reste der Beutetiere in den Bällchen so klein waren, „daß nur ein erstklassiger Kenner einiges daraus bestimmen könnte".

Folgende Umstände erschweren die Untersuchung der Speiballen der Singvögel:

Die Beutetierreste sind zerteilt in kleinste Fragmente. Die Bestimmung ist oftmals selbst Spezialisten nicht möglich.

Die Ballen enthalten nur die Hartteile der Beutetiere und je nach Art verschieden viele Anteile. Oft fehlen für die Bestimmung wichtige Körperteile.

Zur Untersuchung werden viele Speiballen benötigt. Die Ausbeute beim Sammeln an den Nahrungsplätzen der Singvögel ist in der Regel (im Gegensatz zu Eulen) sehr gering.

Der Speiballen-Untersuchung bei *Cinclus* stehen noch besondere Schwierigkeiten entgegen, die durch die speziellen Gegebenheiten der Fließgewässer bedingt sind.

Schon A. und K. Müller (1883) hatten am Gewässer das Auswerfen von „Gewöll" beobachtet. Studer und Fatio (1889) geben an, daß Untersuchungen zahlreicher Speiballen ausgeführt wurden. Stirnemann (1957) sammelte als erster in größerer Zahl diese Ballen und veranlaßte eingehendere Untersuchungen der Beutetierreste. Seiner Analyse lagen 182 Speiballen zugrunde.

Die hier vorgelegte Untersuchung erfaßt 458 Speiballen, die ich im Untersuchungsgebiet sammelte und in der Limnologischen Flußstation in Schlitz untersuchte. Außerdem habe ich die diesbezüglichen Literaturangaben ausgewertet, sodaß alle bisherigen Ergebnisse der Speiballenanalyse bei Cinclus erfaßt wurden.

b) *Das Sammeln der Speiballen*

Bei allen Aufenthalten am Fließgewässer habe ich auf die Speiballen geachtet, aber zusätzlich wöchentlich eine spezielle Exkursion mit konzentrierter Suche unternommen. Dabei wurden alle Bereiche der Ufer und alle aus dem Wasser ragenden Steine, Felsen, umliegende Baumstämme und angeschwemmte Büchsen, Bretter, Reifen und anderes Material in Augenschein genommen. Dies erfolgte vom erhöhten Ufer aus (bei hohem Wasserstand) oder durch Abschreiten des Gewässers flußaufwärts mit hohen Stiefeln. Der gefundene Ballen wurde zusammen mit etwas Moos (zur Federung zwecks Erhaltung der Form) in ein Glasröhrchen gebracht. Viele Ballen habe ich sofort im PKW gewogen. Manche lagen weithin sichtbar auf Steinblöcken oder Mauern. Die meisten aber waren schwer zu finden. Viele befanden sich zwischen Steinen, auf Moos oder auf Sand. Ein dunkler

Ballen auf einem hellen Eimer im Bach fällt schon aus einer Entfernung von wenigen Metern auf. Hellere Speiballen dagegen auf rauhem, mit Eiskristallen und einigen Schneeflocken besetztem Boden kann man nur durch langsames intensives Absuchen der Ufer finden.

Verwechslungen mit ähnlich geformten Steinchen, pflanzlichen Teilen oder Kot kamen häufig vor. Sehr ähnlich sahen die kleinen verholzten Zäpfchen der Erlen *(Alnus glutinosa)* aus, besonders wenn sie feucht und zusammengezogen waren. Der Kot von Ratten und anderen Kleinsäugern, der oft auf Steinen lag, hat manchmal zu Täuschungen geführt. Die Bestandteile dieser Kotballen waren aber feiner, und der Inhalt breiiger, was man beim Zerdrücken leicht feststellen konnte. Das Sammeln der Speiballen erfolgte von Januar 1965 bis Dezember 1969. Insgesamt konnte ich 458 Ballen finden (Tab. 6).

Zeitraum	nach Monaten	insgesamt
1. Dezember—Mitte März	18 + 209 + 10 + 58	295 SB
2. Mitte März—Mai	0 + 16 + 6	22 SB
3. Juni—August	24 + 38 + 44	106 SB
4. September—November	2 + 24 + 9	35 SB
Von Januar 1965 bis Dezember 1969 zusammen =		458 SB

Tabelle 6: Sammelergebnis bei der Suche nach Speiballen (SB)

Zu allen Jahreszeiten wurde mit gleicher Intensität gesammelt. Die Möglichkeiten zum Sammeln waren jedoch bei jeder Exkursion andere. Ungünstig waren Regen und hoher Wasserstand sowohl für das Suchen als auch für die Erhaltung der Ballen. Für den Sammelerfolg war nicht nur das Wetter des Exkursionstages, sondern auch die Witterung der vorausgegangenen Tage wichtig. Nach niederschlagsreichen und windigen Tagen konnte ich nur selten Ballen finden.

Im Winter (Dezember—Mitte März) wirken Frost und Schneefall festhaltend und konservierend auf die Speiballen. Diese sind feucht, wenn sie vom Vogel ausgestoßen werden, haften schnell auf dem kalten Boden, Schnee oder Eis und frieren fest. Besonders viele Ballen konnte ich in den Winterrevieren des Aschenbaches (Nebenbach der Nüst) sammeln. Am 2. 1. 1958 fand ich hier zum Beispiel bei sonnigem Wetter am Ufersaum und angrenzenden Schnee 35, zum Teil am Untergrund angefroren (höchstes Sammelergebnis eines Tages). Da die Speiballen von Neuschnee bedeckt, aber durch Sonneneinstrahlung freigelegt werden, hat ein Absuchen der Ufer während des Schneefalles keinen Erfolg. Erst bei sonnigem trockenkaltem Wetter war mit Erfolg zu rechnen. Die Ballen lagen auffällig im hellen Schnee. Sie waren deshalb auch leichter zu finden als zu anderen Jahreszeiten. Ebenso berichtet Bryan (1964): „Because of the snow, a number of these were visible on a shingle islet in the river and were duly collected".

Wärmeperioden wirkten sich sehr nachteilig aus, weil Feuchtigkeit und Regen die Ballen aufweichten und wegschwemmten. Der höhere Wasserstand spülte diese

weichen Gebilde von ihrer Unterlage in das strömende Wasser ab (winterliche Hochwasserlagen, Februarmaximum der Abflußhöhe, Tab. 1).

Im Sommer (Juni—August) herrschten andere Bedingungen für die Suche nach Ballen. Durch den niedrigen Wasserstand (Minimum der Abflußhöhe) konnte ich auch ohne hohe Stiefel alle Bereiche der Fließgewässer erreichen. Die weithin freiliegenden ufernahen Abschnitte des Flußbettes boten aber so viele Ablagestellen für Ballen, daß die Suche zu einer anstrengenden Arbeit wurde. Ballen in diesen weiten Schotterflächen und auf den zahlreichen Steinblöcken zu finden, war schwierig. Während der Hitzeperioden trockneten die Ballen, die auf Steinblöcken lagen, infolge der starken Verdunstung aus, zerfielen und wurden weggeweht. Durch hohe Luftfeuchtigkeit (Maximum der Niederschläge im Juli—August) und Wärme (Temperaturmaximum im Juli) weichten die feinen Gebilde auf. Heftige Gewitterregen spülten sie in die Strömung. Wind wehte die trockenen und zerfallenden Ballen ins Wasser. Durch die Fütterung der flüggen dem Nest gerade entflogenen Jungvögel konnten zeitweilig bessere Sammelergebnisse vorliegen. So fand ich am 8. 7. 1967 im Döllbach auf Steinblöcken 16 Ballen, die von den sich hier noch im Familienverband aufhaltenden flüggen Wasseramseln abgelegt worden waren.

Im Frühjahr (Mitte März—Mai) waren Ballenfunde relativ selten. Lag es an der Brutzeit (Brüten und Fütterung der Nestlinge)? Außerdem waren die Vögel in dieser Zeit paarweise im Untersuchungsgebiet weit verteilt. Im Winter dagegen sammelten sie sich mancherorts an nährtierreichen Strecken und legten die Speiballen oft an denselben Stellen ab.

Auch im Herbst (September—November) war die Ausbeute gering. Viele Jungvögel waren aus den Heimatrevieren abgewandert, und das Fehlen dieser Vögel wirkte sich wie auch der höhere Wasserstand auf das Sammelergebnis aus. Von Einfluß waren sicher die im Herbst wie im Frühjahr lang anhaltenden Schlechtwetterperioden und das dadurch behinderte Absuchen der Gewässer.

Zusammenfassend kann festgestellt werden:

Substrat, Witterung und Wasserstand (Abflußhöhe) beeinflussen erheblich das Sammeln der Speiballen. Der so auffällige Unterschied im Sammelergebnis zwischen Winterperiode einerseits und Frühjahrs-, Sommer- und Herbstperiode andererseits kann aber letztlich durch diese Faktoren nicht völlig erklärt werden. Ob die Art der Nahrung, die wahrscheinlich ebenfalls im Laufe des Jahres Änderungen aufweist, Einfluß auf Speiballenbildung, die Zusammensetzung und Haltbarkeit der Ballen hat, müssen die weiteren Untersuchungen nachweisen.

Pastuchow (1961) schreibt, daß er die an der Angara überwinternden Wasseramseln „an einigen besonders kalten Tagen des Januar und Februar — mehr als einmal" beim Ausspeien von Ballen beobachtete. Entweder bildeten die Vögel an sehr kalten Tagen mehr Speiballen (infolge erhöhter Nahrungsaufnahme?) oder sie gaben an anderen Tagen gleich viele ab, wurden nur nicht bei der Abgabe der Ballen gesehen. An sehr kalten Tagen standen die Wasseramseln meistens an windgeschützten Stellen und konnten gut beobachtet werden.

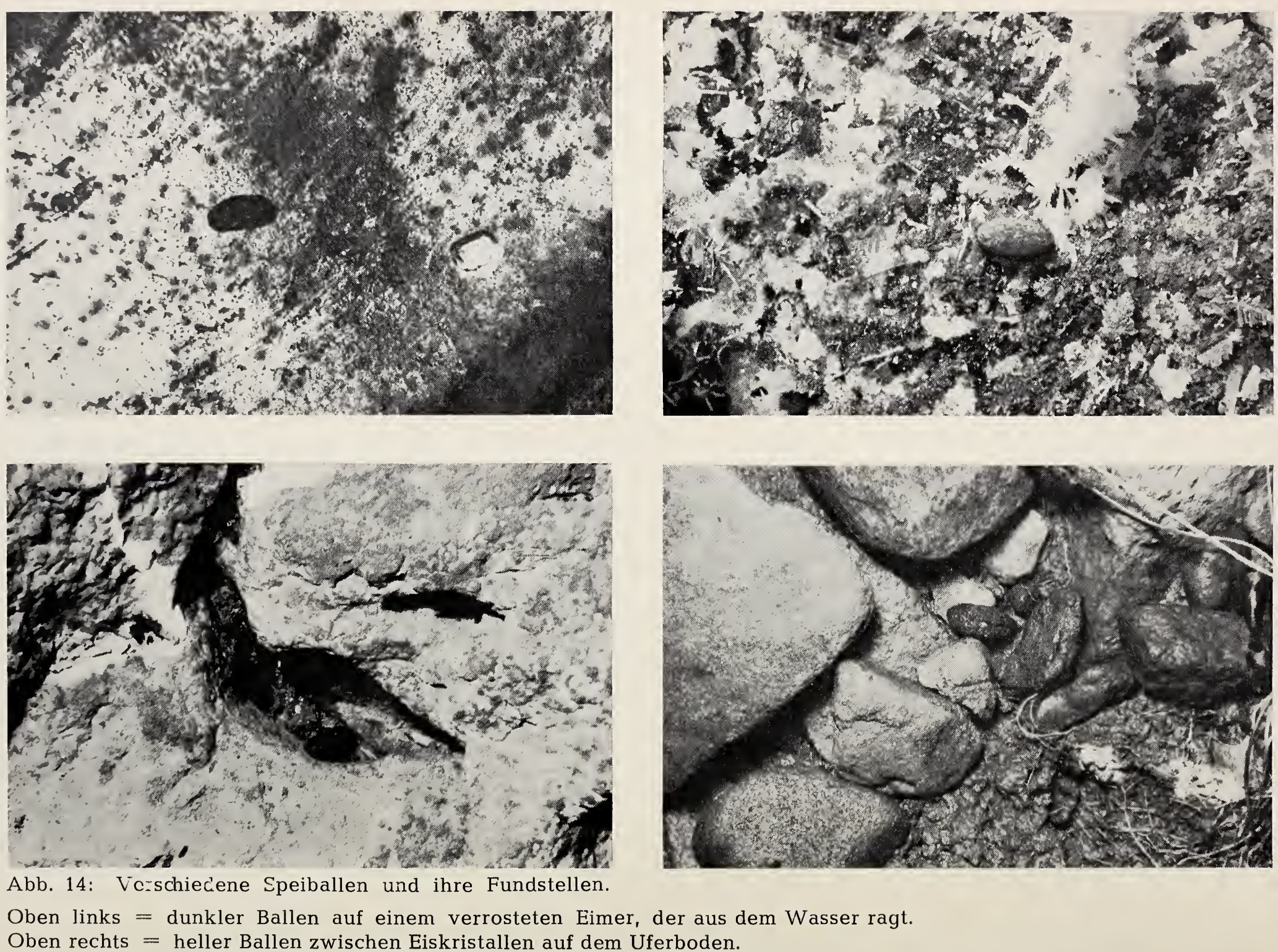


Abb. 14: Verschiedene Speiballen und ihre Fundstellen.

Oben links = dunkler Ballen auf einem verrosteten Eimer, der aus dem Wasser ragt.
Oben rechts = heller Ballen zwischen Eiskristallen auf dem Uferboden.
Unten links = dunkler Ballen in einem Steinspalt, Kotklecks links am Stein.
Unten rechts = zwischen Geröllsteinen am Ufer liegender heller Ballen, Kotklecks in der Nähe rechts.

c) *Die Fundstellen*

Die meisten Speiballen wurden auf Steinen und Steinblöcken, die am Ufer lagen oder aus dem Wasser herausragten, gefunden (Abb. 14). Durch das Absuchen der Schotterflächen und Sandufer erhielt ich nicht so viele, doch ist der Prozentsatz der nicht entdeckten Ballen hier sicher höher als bei den Steinblöcken und Mauern (Tab. 7).

Tabelle 7: Fundstellen der Speiballen

1. Am Ufer:	Im Gras des Uferüberhanges	5 %
2. Am Ufer:	Ansteigende Uferwand, angeheftet	1 %
3. Am Ufer:	Auf alten Blättern liegend	2 %
4. Am Ufer:	Auf ebenem Sandufer liegend	5 %
5. Am Ufer:	Auf Kies- und Schotterbänken	15 %
6. Am Ufer:	Auf Steinblöcken und Mauern	40 %
7. Über dem Wasser:	Auf herausragenden Steinblöcken	30 %
8. Über dem Wasser:	Auf liegenden Baumstämmen	2 %
		100 %

Die meisten Ballen lagen im Abstand von 10—20 cm von der Wasserlinie am Ufer, viele auch direkt am Wasserrand oder auf Steinen und Mauern unmittelbar über strömendem Wasser bis in eine Höhe von 2 Metern.

Die Entfernung der Fundstellen von den Jagdplätzen war in der Regel sehr gering. Fast immer fand ich Ballen am Rande der Stromschnellen oder auf Steinblöcken mitten im tosenden Wasser, dort, wo die Wasseramseln sich ins Wasser stürzten, mit der Beute auftauchten und sie verzehrten.

Am 22. 1. 1967 entdeckte ich am Aschenbach 15 Speiballen an der Mündung eines kleinen Seitenbaches. Alle lagen auf Steinen oder auf dem Grasufer nahe dem zufließenden Wasser, wo die Vögel ihre Nahrungstiere gefangen hatten.

Auf bestimmten Steinen oder Uferstellen konnten regelmäßig Ballen gesammelt werden. Die Wasseramseln haben demnach bevorzugte Standorte, die sie zur Ballenbildung häufig aufsuchen. Von diesen Plätzen können die Vögel die Umgebung überschauen und einen herankommenden Menschen oder Feind (z. B. Sperber) frühzeitig ausmachen und entfliehen. Auch Stirnemann (1957) berichtet, daß er auf bestimmten Steinen viele „Gewölle" (von Oktober bis Januar 1935/36 insgesamt 85) sammeln konnte.

Etwa 60 % der Ballen lagen in der Nähe von Wasseramselkot (Abb. 14). Die durchschnittliche Entfernung zwischen Ballen und Kotklecks betrug etwa 6—8 cm. Wahrscheinlich entledigt sich der Vogel häufig nach der Ballenabgabe seiner Exkremente. Oftmals lagen die Speiballen zwischen Kot und Wasserlinie. Daraus kann man schließen, daß die Wasseramseln gerne, wenn sie Ballen bilden und ausspeien, mit dem Kopf zum Wasser hin stehen.

Im Winter findet man breite Eisplatten, die durch Absinken des Wasserstandes vom Ufer aus hoch über den Wasserspiegel hinausragen. Am Rande dieser Eisplatten fand ich mehrfach Speiballen, die, wegen ihrer tiefschwarzen Färbung auf dem hellen Eis liegend, leicht zu finden waren.

Schleudert die Wasseramsel die Speiballen nach dem Auswürgen weg oder legt sie diese vorsichtig auf die Unterlage ab?

Fast alle Ballen wurden völlig unversehrt und in der Form gut erhalten vorgefunden, wie sie die Mundhöhle verlassen haben müssen. Nur solche, die schon einige Tage gelegen hatten und durch Regen und Feuchtigkeit an den Untergrund gedrückt waren, hatten nicht mehr die charakteristische Form. Die gesammelten Ballen waren nur wenige Stunden, höchstens einige Tage alt, als ich sie fand. Wegen ihres unbeeinträchtigten Zustandes muß wohl angenommen werden, daß sie die Vögel relativ vorsichtig abgelegt hatten.

Ich stellte auch verschiedentlich fest, daß an abfallenden Flächen großer Steine der Kot oben lag und der SB unterhalb davon nahe der Wasserlinie. Also muß sich der Vogel beim Ausspeien heruntergebeugt haben, sonst hätte der Ballen Druckstellen aufweisen müssen. Die Ballen der Käfigvögel lagen gewöhnlich auf dem Boden der Voliere. Nur wenige Male befand sich ein Ballen auf einem Basaltsteinblock in einer schmalen seitlichen Rille. Diese Ballen muß der Vogel, als er auf dem Steinblock stand, beim Herunterbeugen abgelegt haben.

Außerdem scheint dieses Ablegen vieler Ballen gezielt zu erfolgen. Etwa 30 % der SB wurden in Nischen, Höhlungen und Rillen der Steinoberfläche, einige in dem Moosbewuchs auf den Steinen oder im Gras der Uferüberhänge gefunden. Es ist denkbar, daß durch den Wind ausgetrocknete Ballen in solche Vertiefungen hineinrollen können. Aber manche Speiballen müssen von den Vögeln gezielt in diese Unebenheiten gelegt worden sein. Besonders die in Spalten, zwischen zwei Steinchen eingeklemmten, zwischen Stengeln und Wurzeln steckenden oder zwischen Stengel und Steinfläche eingekeilten Ballen weisen darauf hin, daß die Wasseramsel diese Stellen direkt ausgesucht hatte, vielleicht, um an diesen Stellen die feuchten Gebilde leichter loszuwerden. Wahrscheinlich entledigen sich Wasseramseln zuweilen (oder manche Vögel stets?) der Speiballen durch Abstreifen an Unebenheiten des Ufers (Abb. 14). Andererseits vermute ich, daß Wasseramseln am Gewässer ihre Ballen manchmal wegschleudern, wie ich es bei Käfigvögeln beobachtete.

d) *Die äußeren Kennzeichen der Wasseramsel-Speiballen*

Die Ballen, die ich bei einer Exkursion an demselben Bach fand, sahen sich meistens einander ähnlich. Unterschiede stellte ich dagegen zwischen Speiballen von verschiedenen Gewässern oder aus anderen Jahreszeiten fest, und zwar hinsichtlich Färbung, Form und Größe, Oberfläche, Festigkeit und Gewicht.

(1) Färbung

Zwei markante Gruppen ließen sich an Hand der verschiedenen Färbung unterscheiden: helle und dunkle Ballen. Viele dunkle waren glänzendschwarz. Die meisten hellen Ballen hatten strohgelbliche Färbung. Zwischenformen waren seltener als die beiden gegensätzlichen Typen (Tab. 8).

Die Färbung der Speiballen ist zunächst durch die Farbe der Bestandteile bedingt. Der dunkle Typ enthielt — soweit von außen feststellbar — in hohem Anteil die pigmentreichen dunkelbraunen Trichopteren aus Röhrenköchern, deren Kopf, Thoraxteile und Gliedmaßen besonders intensiv gefärbt waren. Auch die durch Pigmente und Strukturfarben auffällig gefärbten und stark sklerotisierten Außenpanzer der Coleopteren und dunkle Steine (Basalt, bestimmte Mineralien) trugen wesentlich zur Färbung der dunklen Speiballen bei.

Tabelle 8: Färbung der Speiballen

Farbtönung (trockener Zustand)	Typ	Anzahl
intensiv schwarz-glänzend dunkelbraun — schwarzgrau	dunkel	137
graubraun — grau	grau	47
ockergelblich bleich bleich — hellbraun — strohgelblich — bleich — hellgrau	hell	273

An den hellen Speiballen fielen die herausragenden braunen bis gelblichbleichen Gammaridenteile auf.

Am 2. 3. 1969 konnte ich am Aschenbach 24 Ballen sammeln, von denen viele durch starke Sonnenbestrahlung, Frost, Auftauen und Schnee ausgebleibt waren. Sie hatten nur noch blaß hellgelbliche Färbung und schienen fast farblos. An manchen im Januar gesammelten Ballen war die der Sonne zugekehrte Seite blaßgelblich die Unterseite dagegen noch intensiver gelb gefärbt.

Der Wassergehalt ist ebenfalls bedeutungsvoll für die Farbe. Frisch abgelegte Ballen waren feucht, klebrig und glänzend, ebenso die aufgeweichten. Sie wurden heller, wenn sie trockneten. Alle hier beschriebenen Speiballen habe ich deshalb erst getrocknet und in diesem Zustand in ihrer Färbung bestimmt.

Auch durch die Auskristallisation von Salzen bei der Trocknung wird die Färbung des Ballens beeinflußt. Bei vielen hellen Stücken im Winter konnten unter dem Mikroskop dünne Schichten von auskristallisierten Kalksalzen (Kalkkrusten) auf den Ballen festgestellt werden.

Der auffallende Gegensatz von hellen und dunklen Speiballen der Wasseramsel ist bisher nicht bekannt gewesen. Möglicherweise wurden die dunklen Ballen mit Säugerlosung verwechselt. Nur zwei Literaturstellen fand ich, die die Farbe der Ballen angeben: Stirnemann (1957) bezeichnet den von ihm am 6. 10. 1934 gesammelten Ballen „von hellbrauner Farbe"; Bryan (1964) sammelte die auf dem Schnee einer kleinen Insel im Fluß auffällig liegenden Speiballen und beschrieb deren Färbung: „varied from dark brown to light ginger in color when fresh". Bei beiden Angaben handelt es sich um Speiballen des hellen Typs, dunkle Wasseramsel-Ballen wurden bisher noch nicht in der Literatur erwähnt.

Von besonderem Interesse ist der Vergleich der in einzelnen Jahreszeiten gefundenen Ballen im Hinblick auf ihre Färbung. Aus Abbildung 15 ist zu entnehmen, daß der helle Typ den größten Anteil an den gefundenen Ballen hat und daß die hellen Ballen nur im Herbst (20 Stück) und im Winter (252 Stück) gefunden wurden. Besonders auffallend ist die große Zahl im Winteranteil. Den dunklen Typ fand ich vorwiegend im Sommer (79 Stück), ebenso den grauen (26 Stück). Man könnte somit den hellen als den Winter- und den dunklen als den Sommertyp bezeichnen.

(2) Form und Größe

Soweit es möglich war und die Speiballen frisch abgelegt und unverändert vorgefunden wurden, habe ich eine genaue Messung der Länge, Breite und Höhe vorgenommen. Die Ballen der Abbildung 16 zeigen deut-

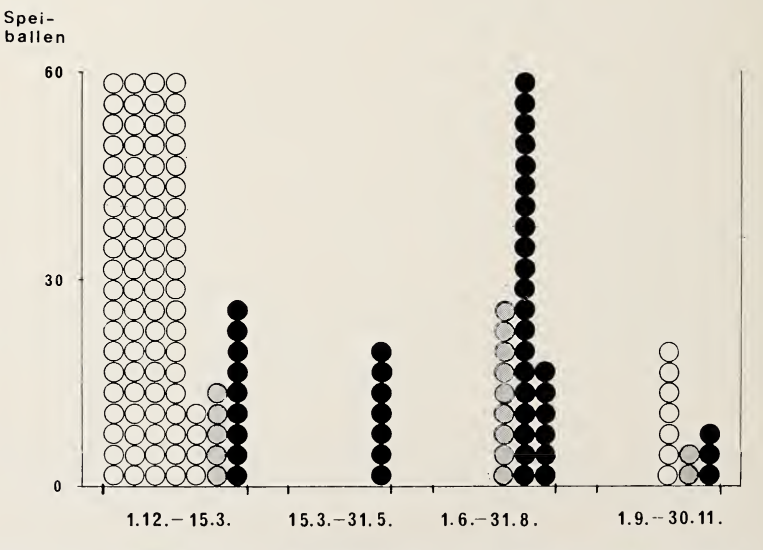


Abb. 15: Anteile der verschiedenfarbigen Speiballen (helle, graue und dunkle) an den Ergebnissen der vier Sammelperioden (1965 bis 1969). Ein Kreis bedeutet drei Speiballen.



Abb. 16: Die häufigsten Formen der Speiballen vom dunklen (links) und hellen Typ (rechts). Skala in Millimetern.

lich, daß die dunklen kleiner als die hellen sind. In der Form bestehen keine so deutlichen Unterschiede. Die Spindelform (manche sind zugespitzt) findet man häufiger unter den dunklen Ballen. Der helle Typ erscheint mehr sackartig abgerundet. Die beiden einzigen Literaturangaben zur Form der Wasseramselballen lauten: „auf einer Seite zugespitzt" (Stirnemann, 1957) und „cylindrical in shape" (Bryan, 1964).

	heller (40 Ballen)	grauer (33 Ballen)	dunkler Typ (74 Ballen)
Länge	9—20 15,1	10—18 13,6	6—18 12,0
Breite	5—10 7,3	4—8 6,2	3—8 6,5
Höhe	3—8 5,2	3—6 4,5	3—7 4,7

Tabelle 9: Größe von 147 Speiballen (in mm). Jeweils errechnet Variationsbreite und Mittelwert.

Die Untersuchung von 147 Speiballen ergab, daß die hellen Ballen in allen drei Maßen — Länge, Breite und Höhe, besonders in der Länge — die größten Werte zeigen. Die dunklen Ballen sind die kürzesten, aber sie sind etwas breiter und höher als die grauen. Diese Meßwerte, die in der Tabelle 9 zusammengefaßt sind, widerlegen die Angabe von Creutz (1966), daß die Speiballen der Wasseramsel „im Höchstfall 15 x 6 mm" messen. Der von Richter (1955) gefundene Ballen hatte die Maße 15 x 6 mm (Länge mal Breite). Selbst unter den von mir gesammelten relativ kleinen Ballen des dunklen Typs kommen bis 18 mm lange, unter den hellen sogar bis 20 mm lange Stücke vor. Auch das von Stirnemann (1957) vermessene Exemplar vom 6. 10. 1934 hatte eine Länge „von fast 2 cm".

(3) Oberfläche

Die Oberfläche der Speiballen ließ darauf schließen, daß die drei Typen aus verschiedenen Bestandteilen bestehen müssen. Während die abschließende Außenschicht der dunklen Stücke in der Regel aus feinen, glänzenden, schwarzen, braunen und mehr länglichen Teilchen bestand, fand ich bei den hellen viele blattförmige Stückchen und kurze Gliedmaßenabschnitte. Aus einigen dunklen Ballen ragten Steinchen, Molluskengehäuse und Imagines heraus. Der dunkle Typ hatte eine mehr glänzende, glatte, festgefügte Oberfläche, der helle eine mehr krümelige, weniger feste Außenschicht. Diese Eigenschaften wirkten sich auch auf das Haftvermögen auf der Unterlage aus. Die dunklen Ballen ließen sich viel leichter von ihrem Substrat abheben als die hellen.

(4) Festigkeit

Die dunklen Ballen sind festgefügte Gebilde, die — ins Wasser gebracht — wenig aufquellen. Bei der Analyse mußten diese im Wasser oder Alkohol liegenden Ballen meistens mit der Pinzette und Nadel gelockert werden. Der feste Zusammenhalt der Bestandteile, die in dichter Packung ineinandergefügt waren, ist kennzeichnend und dürfte der Zersetzung durch hohe Luftfeuchtigkeit und Regen am Gewässer für eine gewisse Zeit Widerstand leisten. Dagegen war es eigentümlich für den hellen Typ, daß er schon in trockenem Zustand bei Berührung und Einbringung in das Transportröhrchen leicht zerfiel. Deshalb dürften diese durch die Witterung zerfallenen Ballen am Gewässer bald nach der Ablage vom Wind verwehrt werden. Brachte ich sie ins Wasser, so zerfielen sie gewöhnlich sofort unter Aufbrausen (Gasbildung) oder ein Anstoß mit der Pinzette löste diesen Zerfallsvorgang aus. Um diesen hellen Typ handelt es sich, wenn Creutz (1966) allgemein von Wasseramselspeiballen schreibt, daß sie selten gefunden werden, „weil diese Gewölle eine sehr lockere Beschaffenheit haben, beim Trocknen leicht auseinanderfallen". Richter (1955) zerbröckelte ein solcher Ballen, als er ihn verpacken wollte. Im Gegensatz zu den dunklen Ballen waren die Bestandteile der hellen nur locker zusammengepreßt und lösten sich sowohl in der Luft als auch besonders im Wasser bald voneinander.

Äußerlich konnte ich gewöhnlich an den dunklen Ballen kleine längliche Teilchen erkennen. Es waren verschiedenartige Beutetierreste. Die Oberfläche der hellen Ballen erschien dagegen einförmiger. Sie bestand aus fast den gleichen hellen plattenförmigen Resten einer Beutetierart sowie einigen Steinchen. Die grauen Speiballen nahmen eine Mittelstellung ein, standen oft den hellen in ihren Eigenschaften näher.

(5) Gewicht und Wassergehalt

Insgesamt wurden 56 Ballen — von jedem der beiden Haupttypen 28 Stück — in frischem Zustand noch am Fundort im Auto mit einer Präzisionswaage gewogen (Frischgewicht). Anschließend habe ich sie drei Tage bei 100° C im Trockenschrank aufbewahrt und dann erneut gewogen (Trockengewicht). So konnte der Wassergehalt ermittelt werden.

Typ und Zahl der SB	Frischgewicht	Trockengewicht	Wassergehalt (%)
heller Typ 28	0,42 g	0,12 g	71,5
dunkler Typ 28	0,30 g	0,11 g	63,0

Tabelle 10: Gewicht und Wassergehalt von 56 Speiballen (SB) der beiden Typen (Mittelwerte).

Die Tabelle 10 zeigt, daß die hellen Ballen bei der Trocknung mehr an Gewicht verloren haben, also höheren Wassergehalt besaßen, als die dunklen. Diese enthielten viele harte Teile besonders Steinchen. Auch konnten sie infolge der dichten Packung der Bestandteile weniger Wasser adsorbieren als die lockeren hellen. Dunkle Ballen, die besonders viele Steinchen und Schneckengehäuse enthielten, hatten nur geringen Wassergehalt, z. B. die drei folgenden Ballen:

Kemmete, 2. 3. 1969: Frischg. = 0,43 Trockeng. = 0,33, Wasserg. = 23,2 %
Kemmete, 2. 3. 1969: Frischg. = 0,38 Trockeng. = 0,25, Wasserg. = 34,2 %
Gichenbach, 8. 6. 1965: Frischg. = 0,31 Trockeng. = 0,20, Wasserg. = 35,5 %

Speiballen-Typ und Anzahl	Reaktion auf verd. HCl	Bestimmung des p_H-Wertes
helle Speiballen 15	heftig	deutlich alkalische Reaktion p_H = 7,6—8,2
dunkle Speiballen 15	keine	deutlich saure Reaktion p_H = 5—7

Tabelle 11: Reaktionsfähigkeit der hellen und dunklen Speiballen

e) *Die Untersuchung der Speiballen*

(1) Chemische Kennzeichnung

Nach Heinroth (1938) zeigen die Eulengewölle ammoniakalische Reaktion. Zu einer Prüfung der Reaktionsweise der Wasseramsel-Speiballen wurden je 15 des hellen und dunklen Typs im chemischen Labor untersucht (Tab. 11).

Das beobachtete Aufschäumen der hellen Ballen beim Einbringen in verdünnte Salzsäure, wies auf $CaCO_3$ hin, das in dem Außensklett der in diesen Ballen häufigen Nahrungstiere enthalten war. Die auf einzelnen hellen Ballen vorgefundenen Salzkrusten lösten sich ebenfalls in verdünnter HCI schnell auf, bestanden also auch aus $CaCO_3$. Die deutlich saure Reaktion der dunklen Ballen wird teilweise durch den hohen Gehalt an Steinchen (Mineralien) bedingt gewesen sein.

Die beiden Typen der Speiballen lassen sich also auch chemisch kennzeichnen, was auf eine nicht nur äußere Verschiedenheit, sondern auch auf unterschiedlichen Inhalt hinweist.

(2) Die Bestandteile

(a) Untersuchungsmethode. Die Analyse der Ballen wurde nach folgender Methode qualitativ und quantitativ vorgenommen:

Die Ballen wurden in einer mit Wasser gefüllten Glasschale aufgelöst, und alle Bestandteile unter dem Binokular mit Hilfe von Nadeln und Pinzetten voneinander getrennt und bestimmt. Zur Abschätzung der Mengenanteile der verschiedenen Beutetierreste habe ich eine Glasschale (Petrischale) mit demselben Durchmesser wie das Gesichtsfeld des Binokulars benutzt. Die Bestandteile eines Ballens verteilte ich so auf dem Boden der mit Wasser gefüllten Schale, daß sie nebeneinander lagen und gruppenweise nach systematischen Einheiten (im günstigsten Falle nach Arten) getrennt angeordnet waren. Eine unter die Glasschale gelegte Zeichnung eines entsprechenden Kreises mit Sektoreneinteilung ermöglichte ein schnelles Abschätzen der Mengenanteile der Beutetiergruppen nach ihrem „Dekkungsgrad" in Prozenten.

Die Bestandteile der Ballen wurden zur Feststellung der Beutetierzahl ausgebreitet, nach ihrer systematischen Zugehörigkeit geordnet und die Körperteile ausgezählt. An Hand dieser Anzahl konnte ich ungefähr auf die Zahl der Beutetiere schließen. Diese Zahl war nicht mit Genauigkeit zu erfassen, weil die Beutetiere in verschieden großen Stückchen zerteilt vorlagen und meist sehr klein und zahlreich waren. Außerdem wechselte oft das Alter, Geschlecht und die Größe dei Beutetiere in den Ballen.

Im Gegensatz zur Halsringmethode war die Bestimmung hier viel schwieriger, weil fast nur Fragmente der Beutetiere vorlagen. Die Bestimmung der meisten Bestandteile erfolgte bis zur Ordnung und Familie. Viele Teile waren so klein, daß sie nur durch Vergleich mit größeren Stücken determiniert werden konnten. Trichopteren fielen durch ihre Kopfkapseln, die häutigen Thorax- und Abdomenteile, sowie durch die Puppenhüllen und Stücke der Larvenköcher (das Gespinnstnetz enthielt noch viele Steinchen) auf. Die Coleopteren waren kenntlich an den glänzenden Elytrenstücken und extremitätenlosen Körpern, die Gammariden an den hellgelblichen Cephalothoraxfragmenten und Gliedmaßenstücken, die Gastropoden an den Gehäusen, die Fische an Wirbelknochen und — besonders genau — an den Otolithen. Die Bestimmung bis zur Art war nur in wenigen Fällen möglich. Die nichtbestimmbaren Bestandteile wurden zur Überprüfung an Spezialisten übersandt. Doch war es auch diesen nur zum Teil möglich, die Fragmente zu identifizieren.

(b) Die Bestandteile im hellen und dunklen Speiballentyp. 273 helle und 137 dunkle Ballen wurden analysiert. Beide Typen hatten sowohl in qualitativer wie quantitativer Hinsicht eine unterschiedliche Zusammensetzung (Abb. 17).

Im hellen Typ fand ich regelmäßig (sehr wenige Ausnahmen) und in hohem Anteil (90 %!) Bestandteile von *Gammarus* spec., im dunklen nur in einzelnen Fällen und in viel geringerem Anteil (20 %). Diese Beutetiere kennzeichnen den hellen Typ. Die hell-gelblichbraunen Platten der Kopfbruststücke und Abdomen sowie die kurzen röhrenförmigen Abschnitte der Gliedmaßen dieser Bachflohkrebse geben diesen Ballen ihre Farbe und schuppige Struktur. Ihre Reaktionsfähigkeit beruht auf dem Kalksalzgehalt der Außensklette dieser Kleinkrebse. Bestandteile anderer Beutetiere kamen deutlich weniger vor. Manchmal fand ich Trichopterenteile in nur geringer Menge oder häufiger einzelne Pflanzenfasern. Die hellen Ballen sind also im Hinblick auf ihre Zusammensetzung an Beutetieren artenarm.

Die meisten Ballen des dunklen Typs waren gekennzeichnet durch die Trichopterenlarven, die auch mit dem höchsten Anteil aller Beutetiere vorkamen. Die intensiv dunkle bis schwärzliche Farbe dieser Bestandteile gaben diesen Ballen zusammen mit den häufig enthaltenen Steinchen (z. B. dunkle Basaltsteinchen) und

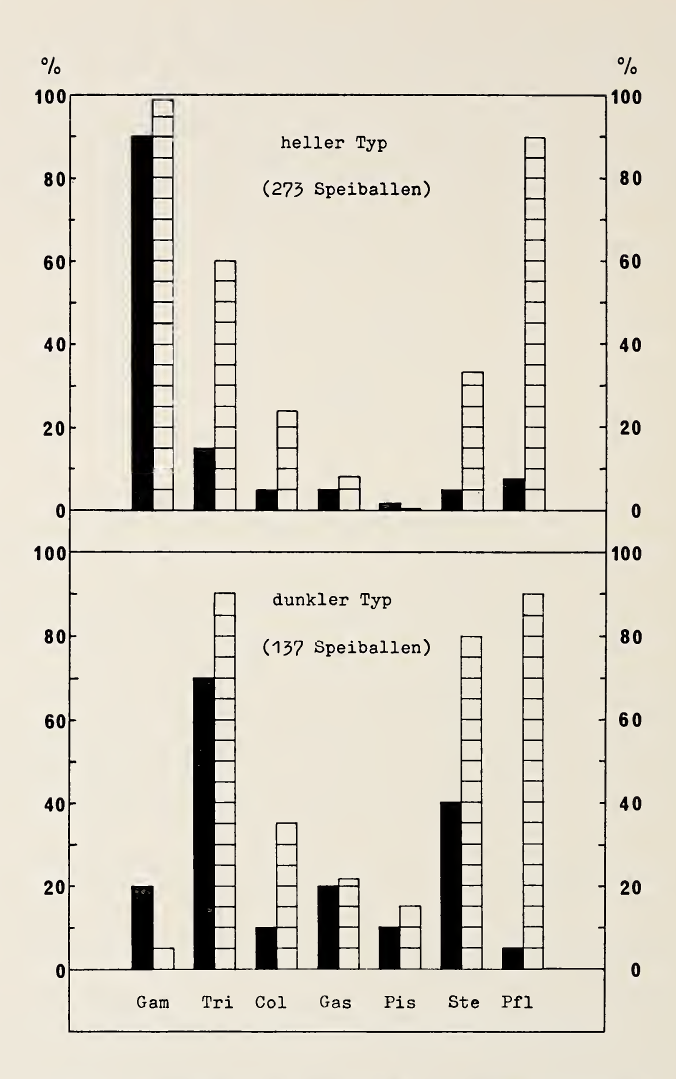


Abb. 17: Vergleich der Bestandteile im hellen und dunklen Speiballen-Typ.

Schwarze Stapel = prozentualer Anteil an der Zusammensetzung aller Ballen.

Schraffierte Stapel = prozentuales Vorkommen in allen Ballen.

Bestandteile von *Gammarus*, Trichoptera, Coleoptera, Gastropoda, Pisces, Steine, Pflanzen.

Käferteilen die auffallende oft schwärzliche Färbung. Auch die Festigkeit wurde zu einem großen Teil durch den Trichopterenanteil bewirkt, da diese dünnwandigen und behaarten Teilchen enger ineinander hafteten als die Gammaridenreste im hellen Typ. Im Gegensatz zum hellen Ballentyp mit seiner homogenen Struktur traten in dem dunklen auch die anderen Bestandteile in höheren Anteilen und häufiger auf. Coleopteren, Gastropoden und Pisces kamen im dunklen Typ in jeder Beziehung häufiger vor als im hellen.

Die Einteilung der Wasseramsel-Speiballen in einen hellen und einen dunklen Typ ist also nicht nur wegen der äußeren Kennzeichen berechtigt, sondern beruht auch auf der verschiedenen Zusammensetzung der Ballen. Man kann von den Gammariden- bzw. den Trichopterenballen sprechen,

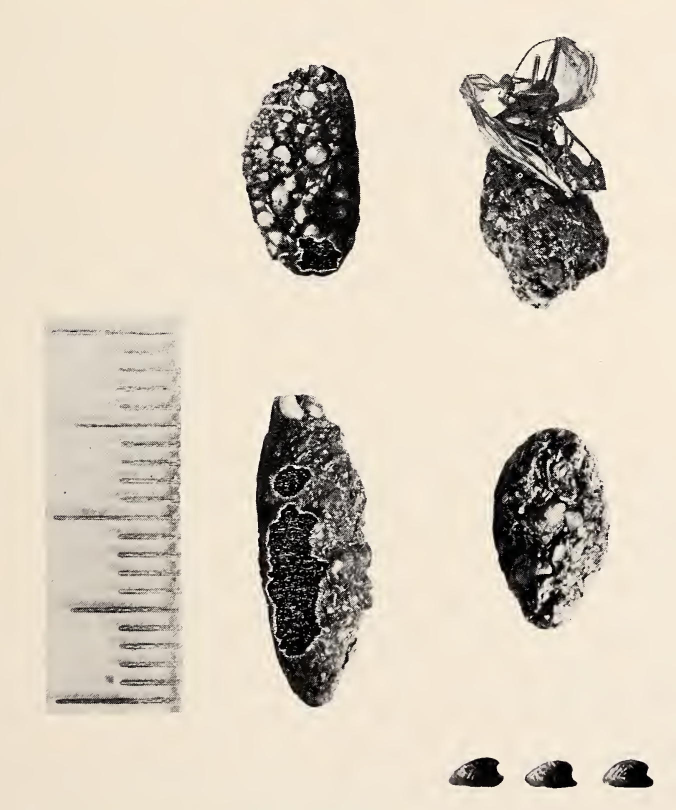


Abb. 18: Ungewöhnliche Speiballen des dunklen Typs

Oben links: Ballen fast nur aus Steinchen bestehend.

Oben rechts: aus dem Ballen ragt das zusammengedrückte Außenskelett mit Gliedmaßen und Flügeln einer Plecopteren-Imago heraus.

Unten: Ballen mit sehr hohem Anteil an Schneckenschalen. Sichtbar sind Schalen von *Bythinella compressa* und *Ancylus fluviatilis.*

Rechts unten: Schalen von *Ancylus fluviatilis* aus diesen Ballen.
Skala in Millimetern.

wenn man die in den Bestandteilen dominierende Beutetiergruppe zur Bezeichnung heranzieht. Während aber die hellen Ballen stets vorwiegend aus Bachflohkrebsen bestanden, fand ich bei den dunklen zuweilen hohe Anteile von verschiedenen Beutetiergruppen. Es gab Ballen mit überwiegendem Anteil an Steinchen, solche mit vielen auffallenden Schneckengehäusen (Abb. 18) oder vorwiegend aus Käferteilen bestehende. In einem Speiballen befand sich das langgliedrige Außenseklett mit Flügeln von einer Plecopterenimago. Dieser Teil veränderte die Form des Ballens, ragte aus ihm heraus und bildete fast ganz dessen Inhalt. Aus anderen Ballen ragten Laubmoosstückchen mit Blättchen heraus. Auch fand ich Ballen, die zum größten Teil aus einem oder wenigen, aufgelösten und teilweise erhaltenen, zerdrückten Abschnitten der Röhrenköcher von Trichopteren bestanden. Die gitterförmigen Gespinste, in denen die Steinchen noch teilweise festhingen, waren gut unter dem Binokular zu erkennen. Wahrscheinlich handelt es sich bei den von Stirnemann (1957) erwähnten Speiballen, „die stets nur aus einem Köcher der Köcherfliegenlarve bestanden", auch um solche.

(c) Systematische Übersicht der festgestellten Beutetierreste in den Speiballen. Die hier vorgelegte Liste enthält außer den eigenen Feststellungen alle bisherigen Ergebnisse der Speiballenanalysen bei *Cinclus* nach der Literatur (Tab. 12).

	Autor	Zahl der Ballen	Flußsystem oder Landschaft wo Ballen gefunden wurden
(1)	Bryan, 1964	einige	River Rib, Hertfordshire
(2)	Burg, v. in Studer u. Fatio, 1889	zahlreiche	Schweiz
(3)	Groebbels, 1932	mehrere	—
(4)	Heinroth, M., 1910	einige	Käfigvogel!
(5)	König, C., 1963	mehrere	Schwarzwald
(6)	Kracht, 1932	mehrere	Käfigvogel!
(7)	Kramer, H., 1968	einige	Prüm und Ahr (Eifel)
(8)	Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	—
(9)	Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	Trave (Schlesw.-Holstein)
(10)	Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	1	Oberalster (Hamburg)
(11)	Mulsow nach Kramer, H. briefl. 1965	2	Olymp (Griechenland)
(12)	Richter, 1955	1	Sachsen
(13)	Stirnemann, 1957	182	Aare (Schweiz)

Tabelle 12: Bisher durchgeführte Untersuchungen an Speiballen der Wasseramsel

Tabelle 13: Die in Speiballen der Wasseramsel nachgewiesenen Beutetiere

Eigene Feststellungen erhielten keinen Vermerk. Den Literaturangaben ist eine Zahl (in Klammern) beigefügt, die auf die Autorenliste der Tabelle 12 hinweist.

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Hirudinea	Egelkokonhüllen, wahrscheinlich von Herpobdella octoculata (Schlammegel)	17. 11. 1965 Fulda
Crustacea	(11)	
Asellus aquaticus	(13), (9), halbes Tier	13. 10. 1964 Fliede
Gammarus spec.	kleine und größere Teile in großer Menge (3), (7), (8), (9), „äußerst zahlreich" (5), „scheint Hauptnahrungstier zu sein" (13), „meist Flohkrebse" (2), „mainly of abdominal segments of a freshwater shrimp, possibly *Rivulogammarus sp.*" (1)	
Arachnida		
Argyroneta aquatica	zusammengepreßtes Außenskelett der Wasserspinne	13. 10. 1964 Fliede
Diplopoda	„„some remains of a polydesmid millipede" (1)	
Insecta	(12), (13)	
Ephemeroptera	(8), (13), „unverdauliche Reste vom Weißwurm und Muska" (6)	
Plecoptera	Imago ragt aus Ballen heraus Larvenhaut in zwei Ballen und Flügel von *Nemoura* Larvenhaut von *Brachyptera*	11. 6. 1966 Fulda 10. 7. 1967 Döllbach, 1. 4. 1967 Fulda
Orthoptera	„a fragment of an insect, possibly a cricket or grasshopper" (1)	
Heteroptera	7 Köpfe	1. 11. 1964 Eisenbach
Velia caprai	6 mm langes Tier	15. 1. 1967 Aschenbach
Hymenoptera	Kopf	9. 5. 1965 Feldbach
Ichneumonidae	Vermutl. Schlupfwespe, Teile d. Thorax, Flügel und Abdomen	10. 11. 1968 Fulda
Tenthredinidae	Kopf, wahrsch. Blattwespe Flügel Kopf	7. 4. 1965 Feldbach, 28. 5. 1966 Lüder, 20. 4. 1967 Eisgraben
Formica	ganzes Tier „Insekteneier (Ameisen?)" (11)	2. 3. 1969 Altefeld,
Coleoptera	Käfer und Larven (13), Elytren oft verschiedene kleine Käferteile	8. 6. 1965 Gichenbach,

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Dryopidae	(11)	
Elmis	Abdomen	5. 7. 1966 Feldbach,
	Käfer	8. 6. 1965 Gichenbach,
	Käfer	4. 8. 1967 Fulda,
	Käfer	9. 3. 1965 Haardt,
	(9)	
Limnius	Elytrenrest	5. 7. 1966 Feldbach,
	Käfer	8. 6. 1967 Fulda,
	2 Käfer	8. 6. 1965 Gichenbach,
	Käfer	4. 8. 1967 Fulda,
	Käfer	8. 8. 1966 Nüst,
	Zahlreiche Käfer	7. 4. 1965 Feldbach,
	Elytren	9. 3. 1965 Haardt b. Poppenhausen,
	Käferrumpf	9. 5. 1965 Feldbach
Dryops spec.	Elytren	10. 7. 1967 Döllbach,
	Schlanke große Elytre	8. 6. 1965 Gichenbach
Dytiscidae		
Deronectes rivalis ssp. *sanmarki*	Teile und Flügel	10. 7. 1967 Döllbach,
	2 Elytren	28. 2. 1965 Döllbach,
	ganzer Käfer	25. 7. 1965 Döllbach,
	Schwarzgestreifte Elytren	8. 6. 1965 Gichenbach
Platambus maculatus	Käfer	2. 3. 1969 Aschenbach,
	Kopf u. 12 Käferlarven	30. 1. 1969 Aschenbach,
	Kopfkapsel u. Larvenhaut	28. 12. 1966 Bieber,
	Larvenhaut	13. 1. 1965 Nüst
Agabus	2 Larvenköpfe	10. 12. 1967 Aschenbach,
	Larve	4. 8. 1967 Fulda
Hydroporus	vielleicht (10)	
Curculionidae	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda,
	Kopf	10. 12. 1967 Aschenbach,
	Elytre	29. 10. 1964 Fulda oberhalb Gersfeld
Tropiphorus carinatus	Rumpf	26. 6. 1967 Rommerser Wasser
Apion spec.	blaue Elytre	8. 6. 1965 Gichenbach
Oliorrhysochus spec.	Käferteile u. Flügel	10. 7. 1967 Döllbach
Carabidae	Elytrenteil	7. 4. 1965 Feldbach,
	Elytren	10. 7. 1967 Döllbach
Harpalus spec.	Kopf u. Pronotum Elytrenteil	20. 7. 1967 Eisgraben

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Trechus	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
Bembidion	Käfer	4. 8. 1967 Fulda
Otiorrhynchus spec.	Käferteil	7. 4. 1965 Feldbach
Haliplidae	zahlreiche Elytren	10. 7. 1967 Döllbach
Haliplus spec.	gut erhaltener Käfer (13)	
Haliplus (fluviatilis?)	ganzer bunter Käfer	6. 8. 1967 Fulda
Staphylinidae *Atheta* (?)	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
Lesteva longelytrata	Käferteile	4. 8. 1967 Fulda
Dascillidae *Helodes* spec.	Larvenstücke	10. 11. 1968 Fulda
	2 Larven	4. 8. 1967 Fulda
Hydrophilidae *Cercyon* spec.	Käferteile u. Flügel	10. 7. 1967 Döllbach
Scarabaeidae	Käferteile	2. 6. 1966 Lüder
Geotrupes spec.		
Cantharidae	Kopf	10. 12. 1967 Aschenbach
Tenebrionidae *Tenebrio molitor*	bei der Fütterung mit Larven und Käfern wurden die Außenskelette stets in Ballen ausgespien. Darin fand ich meist kleine Teile, aber oft auch halbe oder ganze Larven, „Manchmal auch ganze Mehlwürmer" (6)	
Trichoptera	Häufig Kopfkapseln von Larven, vereinzelt auch ganze Larven; ganze Köcher, selten aber Teile sackartig zerdrückt und gefaltet, Köcher mit Larve darin, gefaltet Köcher (13), Reste (9)	10. 12. 1967 Aschenbach
Rhyacophila sp.	Puppenhüllen verschiedentlich	
Hydropsyche sp.	Kopfkapseln und Kiefer herrschen in einigen Ballen vor (13), Pronotum einer Larve (7)	
Philopotamus sp.	Larve (12)	
Adicella	30 kleine Sekretgehäuse, wahrscheinlich von dieser Gattung	7. 1. 1969 Aschenbach
Diptera	Haut einer Larve Larve	19. 2. 1965 Fulda, 28. 2. 1965 Döllbach

Beutetiere	Beutetierreste	Datum und Gewässer
Psychodidae	Larve	22. 1. 1967 Aschenbach,
	Larvenhaut	22. 1. 1967 Aschenbach
Tipulidae *Tipula*	Flügelteil	1. 11. 1964 Lüder
Gastropoda	Scherben verschiedener Formen	
Ancylus fluviatilis	(10), In den Ballen als häufigste Gastropode vertreten (Scherben, auch ganze Gehäuse)	
Bythinella compressa	1 Gehäuse	6. 8. 1967 Fulda,
	2 Gehäuse	12. 8. 1966 Fulda,
	2 Gehäuse	4. 8. 1967 Fulda,
	1 Gehäuse	15. 1. 1967 Aschenbach,
	3 Gehäuse	10. 11. 1968 Fulda,
	2 Gehäuse	4. 12. 1968 Fulda,
Succinea oblonga	2 Gehäuse	19. 2. 1965 Fulda,
	4 Gehäuse	9. 3. 1965 Lütter
Succinea sp.	7 Gehäuse	10. 12. 1967 Aschenbach,
	2 Gehäuse	6. 1. 1969 Lauter
Cochlicopa lubrica	1 Gehäuse	17. 11. 1965 Fulda
Pisces	Fischreste (Knochen, Otolithen) in 25 von insgesamt 458 Ballen	
Cottus gobio	11 Nachweise von dieser Art, bisher einzige in Ballen nachgewiesene Fischart	

(d) Steinchen, Pflanzenreste und sonstige Bestandteile in den Speiballen. Ein höherer Anteil an Steinchen ist kennzeichnend für den dunklen Ballentyp. Steinchen kommen in hellen Speiballen viel seltener und in deutlich geringerer Menge vor (Abb. 17). Es besteht eine Beziehung zwischen den Speiballensteinchen und den im Gewässer vorkommenden Gesteinsarten. Im Basaltgebiet fand ich fast nur Ergußgesteinsstückchen in den Ballen und im Buntsandsteinbereich Sand- und Ergußgesteinsteile, letztere stammen von den in das Gebiet eingeschwemmten Basaltgesteinen. Im Mittel- und Unterlauf des Döllbachs enthielten die Ballen nur Quarzsteinchen. In einigen Speiballen befanden sich kleine Mineralienstückchen (Ballen als Mineralienanzeiger).

Übersicht:

Ballen 29. 11. 1964 Fulda (Rönshausen-Welkers): enthielt Olivin-Kristalle, grünglasige Steinchen.

Ballen 8. 6. 1965 Gichenbach: enthielt Hornblende-Kristalle, schwarz glänzende Steinchen.

Ballen 11. 6. 1966 Quellregion Fulda: enthielt Hornblende- und wahrscheinlich Augit-Kristalle, schwarze bis bräunliche, glänzende Steinchen.

Beide Kristallsorten sind in Basalten recht häufig und dürften aus zerfallenen Basaltsteinen stammen.

Ballen 8. 6. 1965 Gichenbach: Stückchen kristalliner Schiefer, aus vulkanischen Tuffen. Dieses Gestein ist selten im Gebiet, da es aus dem Urgestein stammt, welches in dieser Gegend nicht anstehend vorkommt.

Die häufigste Mineralform in den Ballen war der Quarz, der in Form von weiß-glasigen, meist gut gerundeten Steinchen fast regelmäßig enthalten war. Außerdem kamen oft durch Eisenverbindungen gefärbte Sandsteinchen vor, die als bunte Flecken die schwarzen Gewölle färbten. In 4 Speiballen fand ich kleine rötliche auffallende Stückchen von Ziegelsteinen, die hier zum Hausbau verwendet und mit Mörtelteilen zusammen an oder in die Gewässer geschüttet werden. — Die Steinchen traten in verschiedenen Größen in den Ballen auf. Ich habe sie geordnet und erhielt aus manchen Ballen ganze Reihen gleichgroßer Steinchen. Dies weist darauf hin, daß viele — wahrscheinlich die meisten — dieser Steinchen aus den vom Vogel verzehrten Röhrenköchern der Köcherfliegenlarven stammen. Bei der Speiballenbildung im Magen lösen sich viele Steinchen aus den Gespinstnetzen. — Käfigvögel konnte ich bei der Aufnahme einzelner Steinchen beobachten, und ich nehme an, daß auch die freilebenden Wasseramseln diese nicht nur mit der Nahrung beiläufig verzehren, sondern aktiv einzelne Steinchen aufpicken.

Die meisten Steinchen waren 2—3 mm lang. Regelmäßig kamen auch einige 3—4 mm große vor, vereinzelt sogar 4 und 5 mm lange Stückchen.

Größenverhältnisse des Steinanteils in 2 Ballen:

Ballen:	6 Steinchen	=	4—5 mm lang
	10 Steinchen	=	2 mm lang
	10 Steinchen	=	1 mm lang
Ballen:	5 Steinchen	=	2 mm lang
	10 Steinchen	=	1 mm lang
	150 Steinchen	=	0,5 mm und kleiner

In der Literatur fand ich nur drei kurze und allgemeine Angaben über Steinchen in Speiballen: mineralische Bestandteile (2), einige Sandkörnchen und Kieselsteinchen (2), viele kleine Steinchen (7).

Reste pflanzlichen Ursprungs kamen in beiden Ballentypen regelmäßig vor, im hellen mit etwas höherem Anteil (Abb. 17). Nur einzelne Angaben über Pflanzenreste in Wasseramsel-Speiballen wurden in der Literatur gefunden und in Tabelle 14 mit den eigenen Feststellungen vereinigt.

Tabelle 14: Vorkommen verschiedener Pflanzenteile in den Speiballen

Eigene Feststellungen erhielten keinen Vermerk. Den Literaturangaben ist eine Zahl (in Klammern) beigefügt, die auf die Autorenliste der Tabelle 12 hinweist.

Bestandteile und Länge	Anzahl der von mir untersuchten Ballen die Teile enthielten
„Wasserpflanzen" (3), (2)	—
Ganz vereinzelt Diatomeen, einige Algenreste (7)	—
Grüne Fadenalgen: Einzelfäden und Bündel 3—4 mm	7
Laubmoose: Etwas Moos; es wurden Moosstückchen verfüttert (4).	—
Sproßstückchen mit Vegetationsspitze und Blättchen daran, kein Chlorophyll mehr enthaltend, Sproß bleich u. bräunlich.	5
Ein Stück als zugehörig zu *Fontinalis antipyretica* erkannt.	1
Moosblättchen und Blattreste.	7
Stengelstücke von Gräsern, Kräutern und Holzgewächsen: 2—8 mm	18
Würzelchen: gewundene glatte, Einzelstränge und gewundene Geflechte	etwa 50
Besondere Gewebestücke: meist Leitbündel- und Sklerenchymstränge 2—10 mm, Einzelstränge und Bündel, auch geknäult	etwa 100
Siebröhrenstücke (13)	—
Markzellen (13)	—
Holzstückchen 2—4 mm	25
„Tannenholz" (13)	—
Borkenstückchen (Korkgewebe), eines 3 x 3 mm	5
Blattreste (teilweise von Gräsern): manche zersetzt, eines 10 x 5 mm	15
Blattreste (13)	—
wahrscheinlich Fichtennadel	1
Nadelreste (13)	—
Grasspelzen	3
Samen: verschiedene Stücke	5
verschiedene Samen (11)	2
„an indeterminate fragment of a seed" (1)	1
Erlensamen	4
Samen von *Epilobium* spec. mit den langen Flughaaren	1

Sonstige Bestandteile: Federchen aus dem Kleingefieder der Wasseramsel, insgesamt in 8 Speiballen (je 1—3 Stück). Diese Ballen wurden gefunden: im Juli 2, August 3, Januar 3 und März 1.

Eine 5 cm lange verknäulte dünne Faser aus Kunststoff. In 2 Ballen je ein Haar (Tier oder Mensch, 3 und 1,5 cm lang).

(e) Anzahl und Größe der Beutetierreste in den Ballen. Die Zahl der Bestandteile war je nach Größe und Typ der Speiballen sowie nach Größe und Art der Beutetiere verschieden.

Die hellgelblichen Gammaridenballen enthielten vorwiegend die Panzerteile dieser Flohkrebse. Die Masse der Reste war so homogen, daß keine kennzeichnenden Körperteile zur Auszählung der Individuenzahl benutzt werden konnten. Nur in einigen Ballen war es möglich, aufgrund der noch in Klumpen zusammenhängenden letzten Abdominalsegmente ungefähr auf die Tierzahl zu schließen. Zur genaueren Zählung wurden deshalb ganze abgetötete Gammariden getrocknet und zu einer Menge zusammengelegt, die der Menge des aufgelösten Gammaridenanteils je Ballen entsprach. Demnach sind ungefähr die Reste von bis 10 großen oder bis 25 kleinen *Gammarus*-Tieren in einem ganz aus dieser Art bestehenden Ballen enthalten.

Dunkle Ballen bestanden zum größten Teil aus Trichopteren- und Coleopterenteilen unterschiedlicher Menge. Da von den Trichopterenlarven mit Röhrenköchern nur Kopf und Thorax stärker chitinisiert sind, ist es möglich, daß das dünnhäutige Abdomen meist völlig verdaut wird. Einige Ballen enthielten die ganze abdominale Haut oder Teile von ihr. Die stärker chitinisierten und pigmentierten Kopfkapseln waren häufig ganz erhalten. Nach der Zahl der Kopfkapseln konnte ich somit auf die Anzahl der im Ballen enthaltenen Trichopterenlarven schließen. In fast ganz von Trichopterenresten gebildeten Ballen waren die Reste von maximal 10—15 Köcherfliegenlarven enthalten.

Auch die Größe der Teilchen variierte — insbesondere bei den dunklen Ballen. Die im Wasser aufgelösten hellgelblichen Ballen bildeten ein recht einheitliches Gemenge besonders von Teilen der Hautpanzer der Gammariden. Die Länge der meisten Teilchen betrug 0,1—2 mm. Die größten waren die etwa 1 mm langen Gliedmaßenabschnitte, die Hautpanzerstücke von 1—3 mm Länge und andere Teile wie z. B.:

Vollständiger Wasserläufer *Velia caprai*, 6 mm lang;

Molluskengehäuse 2—3 mm lang, 1—2 mm breit;

ganze Käfer und Rümpfe 1—2 mm lang;

Stücke eines Steinköchers mit Steinchen besetzt 5 mm breit;

Wasserspinne *Argyroneta aquatica* 1—2 mm lang;

Trichopterenkopfkapseln 1—2 mm.

(3) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zur Jahreszeit

In Abbildung 19 sind die 4 Sammelperioden so angeordnet, daß das Frühjahr (15. 3.—31. 5.) zuerst, der winterliche Abschnitt (1. 12.—15. 3.) zuletzt erscheinen, weil so die fortschreitende Änderung der Balleninhalte am besten zu erkennen ist.

Der Trichopterenanteil nimmt vom Frühjahr mit 85 % bis zu 10 % im Winter ab. Umgekehrt verhält sich der *Gammarus*-Anteil: im Frühjahr überhaupt nicht feststellbar, im Laufe des Jahres zunehmend und schließlich im Winter mit 82 % in den Ballen nachweisbar. Eigenartig ist das völlige Fehlen der Gammariden im Frühjahr, etwa von Mitte März an. Vorher bestanden die Ballen oft bis zu 100 % aus Bachflohkrebsteilen (im Durchschnitt 82 %). Ich nehme an, daß die rasche Abwanderung der Wasseramseln aus ihren Winterrevieren, die

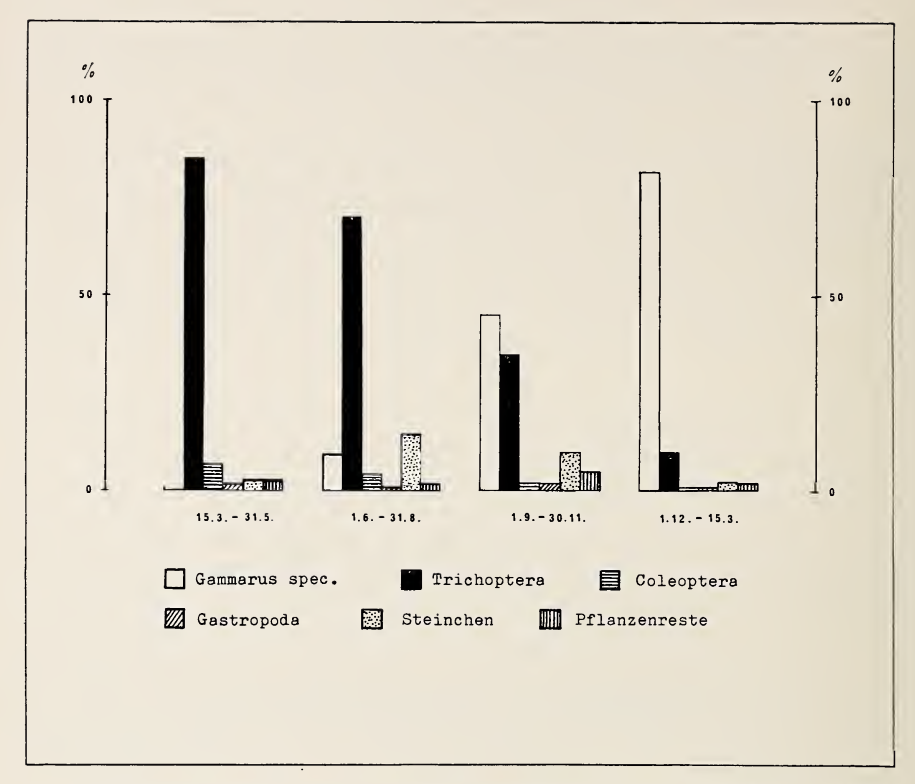


Abb. 19: Prozentualer Anteil der Hauptbestandteile in den Speiballen im Laufe des Jahres.

oft in kleineren Seitenbächen mit hohem Gammaridenbestand lagen, zu den Brutrevieren in die Hauptgewässer mit geringen *Gammarus*-, aber großen Trichopteren-Beständen und einem artenreichen Benthos die wichtigste Ursache dieses Nahrungswechsels ist.

Auch die Bestandteilmengen der Coleopteren nehmen im Laufe des Jahres ab. Keine wesentliche Änderung zeigt der Anteil der Gastropoden. Der durchschnittliche Prozentwert fällt wenig auf, aber in einzelnen Ballen können die Schneckengehäuse einen hohen Wert erreichen (Abb. 18).

Das Maximum des Anteiles der Steinchen im Sommer und Herbst kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Zu dieser Zeit wurden vielleicht vermehrt einzelne Steinchen aufgenommen, auch können mehr Röhrenköcher als sonst mitverzehrt worden sein. Die Steinchen lösten sich im Magen von den Köchern und wurden später bei der Ballenanalyse als lose Steinchen gezählt.

Teile pflanzlichen Ursprungs sind regelmäßig in geringer Menge in den Speiballen nachzuweisen. Der höhere Anteil im Herbst dürfte auf die zu dieser Zeit am und im Fließgewässer liegenden Mengen von Blättern, Früchten und Samen zurückzuführen sein. In vier Ballen vom Januar fand ich Erlensamen *(Alnus glutinosa)*. Diese Samen sind schwimmfähig und werden oft in großen

Mengen am Ufer angeschwemmt. Die Pflanzenteile in Speiballen haben die Vögel wahrscheinlich beiläufig zusammen mit Beutetieren verzehrt.

Von den „sonstigen Bestandteilen" sind einige Federchen aus dem Kleingefieder der Wasseramsel erwähnenswert. Bei der Nahrungszubereitung oder beim Putzen des Gefieders sind diese wohl in den Schnabel gelangt und mit der Nahrung aufgenommen worden (bes. zur Mauserzeit und in den folgenden Monaten).

Welches sind weitere wesentliche Faktoren, die als Ursache für verschiedene Zusammensetzung der Speiballen zu bestimmten Jahreszeiten in Frage kommen? Als sehr wichtiger Faktor ist das zeitlich verschiedene Auftreten der Beutetiere zu nennen. Ein wesentlicher Grund wird auch die Vorliebe oder Abneigung des Vogels für bestimmte Nahrung sein. *Gammarus* spec. ist als Winternahrung anzusehen, die viele unverdauliche Teile hat (Chitin-Kalk-Außenskelett) und deshalb eine stärkere Ballenbildung veranlaßt. Zu den übrigen Jahreszeiten, wenn weichere Nahrung zur Verfügung steht, verschmäht die Wasseramsel wahrscheinlich diese Krebse in größerer Menge. Schließlich kann auch der Witterungseinfluß, besonders Hochwasserstand, für Tage und Wochen eine Änderung der Nahrung veranlassen, wenn die Vögel gezwungen sind, in Nebenbächen zu jagen.

Nicht jede Wasseramsel bildet im Winter helle und im Sommer dunkle Speiballen. Legt man der Betrachtung aber alle Ergebnisse der Ballenanalyse des gesamten Untersuchungsgebietes zugrunde, so ergibt sich eine deutlich überwiegende Gammaridenernährung im Winter und die vermehrte Trichopterenaufnahme im Frühjahr und Sommer.

(4) Die Zusammensetzung der Ballen in Beziehung zum Gewässertyp

Das örtlich im Flußsystem stark variierende Nahrungsangebot ist im Einzelfall von besonderer Bedeutung für die Zusammensetzung der Speiballen. Dies soll ein Vergleich zwischen zwei Revieren mit ganz verschiedenen Biotopen und Biozönosen im Winter aufzeigen (Tab. 15). Die Ballen des einen waren am gleichen Tag dunkel, die des anderen aber hell.

Trotz strenger Kälte und Frost hielten einige Wasseramseln in den Gebirgsbächen des östlichen Vogelsberges (Altefeld und Eisenbach) im Winter aus. Sie hatten Reviere mit starkem Gefälle und viel Geröll im Bachlauf inne. Die Biozönosen zeigten Artenreichtum, aber Individuenarmut. — Demgegenüber war der Aschenbach ein beliebter Winteraufenthalt für *Cinclus*. Die Biozönose war durch großen *Gammarus*-Bestand besonders am Uferrand und insgesamt durch wenige Arten, aber viele Einzeltiere gekennzeichnet. Vergleicht man den Inhalt der Ballen, die am gleichen Tage in den beiden Gebieten gesammelt wurden, so stellt man fest, daß in den Speiballen der Vogelsbergbäche verschiedene Beutetierreste mit hohem Anteil vorkommen, wie es der Mannigfaltigkeit der dort lebenden Biozö-

Tabelle 15: Bestandteile der Speiballen, die am 6. 1. 1969 in verschiedenen Gewässern gesammelt wurden. — Gm *Gammarus* spec., Trichoptera, C Coleoptera, Ga Gastropoda, P Pisces, St Steinchen und Pf Pflanzenteile.

Gewässer Höhenlage (NN + m)	Gewässertyp und Geologie	Färbung und Zahl d. Ballen	Zusammensetzung der Ballen in Prozenten						
			Gm	T	C	Ga	P	St	Pf
Altefeld und Eisenbach (Vogelsbergostabhang), 400 bzw. 350	Gebirgsbäche mit starkem Gefälle am Ostrand des Basaltplateaus Basaltgeröll verschiedener Größe am Ufer und im Bachbett, viele Steine aus dem Wasser herausragend.	schwarz bis mittelgrau 13		20			70	10	
				5			5	90	
				15			40	45	
				30			10	60	
				30			10	60	
				15			5	80	
				10		5	5	80	
				85		10		5	
				40			10	50	
				40			10	50	
				70		5	5	20	
				60		10	5	25	
				80			2	18	
Aschenbach, Nebenbach der Nüst (Kuppenrhön), 350	Wiesenbach mit geringem Gefälle im Buntsandstein- und Muschelkalkgebiet Kleiner Schotter, Sand und Schlamm im Bachbett, einzelne Steine aus dem Wasser herausragend	hell und gelblich 15	98	2					
			95	2				3	
			95	2				3	
			90	5				5	
			98	2					
			97	3					
			95	2					3
			90	7				3	
			100						
			96	3					1
			90	10					
			95	5					3
			85	10				5	
			90	5					
			97					3	

nosen entspricht. Ebenso sind die Balleninhalte der Aschenbach-Speiballen ein Spiegelbild des in der Lebensgemeinschaft dieses Wiesenbachs herrschenden Artenspektrums: sehr hoher Gammaridenanteil und wenige andere Bestandteile entsprechen der hohen Dominanz der Bachflohkrebse im Gewässer.

Insgesamt wurden in den Basaltgebieten (Rhön- und Vogelsbergbäche über 400—500 m NN) fast nur und während des ganzen Jahres Ballen des dunklen Typs gefunden. Das heißt, daß diese Wasseramseln im Laufe des Jahres nur einen geringen Wechsel in der Nahrungszusammensetzung haben. Anders ist es bei den Artgenossen, die im Winter aus diesen höher gelegenen Gebieten der Flußsysteme in die Buntsandstein- und Muschelkalkbereiche abwandern oder die aus den Hauptgewässern in die Nebenbäche kommen. Sie zeigen einen stärkeren jahreszeitlichen Wechsel in ihrer Ernährung, wie es durch häufige Abgabe der hellen Gewölle im Winter zum Ausdruck kommt.

f) *Vergleich der Speiballen von Käfigvögeln und freilebenden Wasseramseln*

(1) Bestandteile

Da im Käfig vorwiegend Gammariden verfüttert wurden, bestanden die Ballen zum größten Teil aus deren Resten. Die Ballen waren hellgelblich, wie die der Wildvögel, die sich vorwiegend von Bachflohkrebsen ernähren. Ganz dunkle Speiballen habe ich nie im Käfig gefunden, weil Trichopteren und Coleopteren im vorgesetzten Frischfutter zusammen nie mehr als 20 % ausmachten. Braune und graue Ballen enthielten relativ viele Überreste von Trichopteren. Die Analyse ergab weiterhin, daß die Bestandteile in den Käfigballen etwas größer waren als in den am Gewässer gesammelten Ballen.

Warum waren die Käfigballen grobteiliger als die Gewässerballen?

Dafür können verschiedene Ursachen verantwortlich gemacht werden:

Die physiologischen Prozesse bei der Verdauung, insbesondere bei der Sonderung der Ballenteilchen in den Magen können bei den Käfigvögeln Störungen erleiden, weil die Nahrung nicht völlig derjenigen im Lebensraum entspricht. —

Das täglich notwendige Frischfutter für die Käfigvögel wurde mit Sieben und Netzen aus Wiesengräben und Uferbezirken gesammelt. Dadurch fand eine Auswahl von bestimmten Beutetierarten statt. Das Nahrungsangebot im Gewässer ist dagegen viel reichhaltiger. Fortlaufend erbeuten die Vögel verschiedenartigste Tierarten. —

Infolge der großen Maschenweite der Fangsiebe und Fangnetze erhielt ich beim Sammeln der Beutetiere vor allem ältere Tierstadien. Die gesam-

melten Futtertiere waren häufig die größten und härtesten Exemplare der Lebensgemeinschaft am Fangplatz. Im Lebensraum wird die Wasseramsel dagegen die jüngeren und weicheren Stadien am häufigsten und am leichtesten erbeuten. Die Wildvögel nahmen somit leichter verdaubare Nahrung auf als die Käfigvögel, die wegen ihrer härteren Nahrung auch mehr Ballen abgaben und wegen der größeren Beutetiere grobteiligere Reste in diesen Ballen aufzuweisen hatten.

(2) Größe

In den Größenwerten entsprachen die Ballen der Käfigvögel weitgehend denen der Wildvögel.

(3) Trockengewicht

Die Käfigballen waren mit durchschnittlich 0,07 g deutlich leichter als die Gewässerballen (0,11—0,12 g). Die grobteiligeren Käfigballen hatten eine sehr lockere Struktur. Die Gewässerballen waren schwerer, weil sie feinteiliger waren und die Bestandteile dichter aneinanderlagen. Der Vergleich der Speiballen von Käfigvögeln und freilebenden Wasseramseln weist also darauf hin, daß *Cinclus* im Lebensraum vorwiegend kleine Beutetiere jagt.

g) *Bildung von Speiballen bei Nestjungen*

(1) Feststellungen im Lebensraum

23. 8. 1966 Grumbach-Brücke (Ulster): In einem Spalt der Brückenmauer unmittelbar unterhalb der Bruthöhle finde ich 4—5 teilweise schon aufgelöste Ballen. Es ist möglich, daß diese noch von den Nestlingen der diesjährigen Brut stammen. Auch Federchen liegen dabei.

8. 6. 1967 Döllbach: Im Nistkasten liegt am Eingang des Nestes, in dem sich vier 14 Tage alte Nestlinge befinden, ein Ballen mit Beutetierresten.

13. 6. 1967 Werthes Mühle (Haune): Ein Nest mit 20 Tage alten Nestlingen befindet sich in der Mauernische neben dem Mühlrad. Infolge niedrigen Wasserstandes ragt ein schmaler Sockel der Mauer unterhalb des Nestes aus dem Wasser. Auf dem Sockel finde ich eine größere Menge Kot. Darauf liegen 4 saubere Speiballen. Es ist unwahrscheinlich, daß diese von den Altvögeln stammen.

Die Maße dieser Ballen waren (Mittelwerte):

Länge	12,2 mm
Breite	6,5 mm
Höhe	5,2 mm
Trockengewicht	0,13 g

Der Vergleich mit den entsprechenden Werten der Altvögel zeigt, daß die Maße dieser dunklen Nestlingsballen den Werten der Altvögel-Ballen recht ähnlich sind (Tab. 9 u. 10).

Die Untersuchung der Zusammensetzung der 4 Ballen ergab, daß kleine, meist 0,2—0,5 mm große Teile überwogen und viele Gliedmaßenteile etwa 2 mm lang waren. In jedem Ballen befanden sich durchschnittlich 6 Kopfkapseln von Trichopteren (je 1,7—2 mm lang). Somit bestanden weder in der Größe noch in der Art der Beutetierreste gegenüber den Speiballen der Altvögel wesentliche Unterschiede.

(2) Feststellungen an den aufgezogenen Vögeln

24. 6. 1968: Die beiden Nestlinge werden mit verschiedenen Bachtieren, vorwiegend mit Gammariden gefüttert. Schon am nächsten Tag finde ich 3 Speiballen am Eingang des Kunstnestes im Käfig. Die Nestlinge sind 14 Tage alt. — Sie bildeten in der Zeit, wo sie im Nest blieben, täglich (je nach Gammaridenanteil der Nahrung) Ballen:

25. 6. 1968	3 Speiballen
26. 6. 1968	8 Speiballen
27. 6. 1968	4 Speiballen
28. 6. 1968	3 Speiballen
29. 6. 1968	2 Speiballen

Diese 23 gesammelten Speiballen hatten verschiedene Maße:

Länge:	15 mm	(9 —33 mm)
Breite:	7 mm	(5,5— 9 mm)
Höhe:	6 mm	(5 — 7 mm)
Trockengewicht:	0,2 g	(0,08—0,35 g)

Die Analyse dieser Ballen ergab, daß viele Teile deutlich größer waren als gewöhnlich in Altvögel-Speiballen. Zum Beispiel fand ich ganze Dorsalplatten der Körpersegmente von Gammarus sowie größere Pflanzenfasern, Käferelytren und Samen. Offenbar sind die Nestlinge dieses Alters zur Bildung von Speiballen schon befähigt, die Aufbereitung der Hartteile der gepanzerten Gammariden scheint aber noch nicht fertig entwickelt zu sein.

(3) Ergebnis

Die Abgabe von Speiballen erfolgt schon im Nestlingsalter (ebenso bei einigen anderen Vogelarten, nach Groebbels 1932). Das zeigt einwandfrei der Fund am Nest in der Werthes-Mühle mit 20 Tage alten Nestlingen. Ob auch jüngere Nestlinge unter natürlichen Bedingungen Ballen bilden, konnte nicht einwandfrei nachgewiesen werden. Bei der Aufzucht haben die 14 Tage alten Vögel schon regelmäßig Speiballen abgegeben; wahrscheinlich deshalb, weil vorwiegend *Gammarus* verfüttert wurde. Unter natürlichen Verhältnissen erhalten die Nestlinge in diesem Alter weiche Nahrung, besonders aus den Röhrenköchern entnommene Trichopteren-

larven. Vielleicht ist der Beginn der Speiballenbildung bei den einzelnen Bruten etwas verschieden und hängt von der Art der verfütterten Tiere ab. Jedoch dürfte die Abgabe von Ballen allgemein erst kurz vor oder direkt nach dem Ausfliegen aus dem Nest beginnen, sonst hätte ich an mehreren Brutstellen bei dem Absuchen der Nester mehr Speiballen finden müssen.

h) *Zusammenfassung und Diskussion*

Noch vor kurzer Zeit nahm man an, daß *Cinclus* keine Speiballen bildet, sondern alle unverdaulichen Nahrungsteile durch den Darm ausscheidet (W. Albrecht 1964). Die vorliegende Untersuchung wies die fortgesetzte Ballenbildung bei dieser Vogelart während des ganzen Jahres nach. Man kann die Ballen am Ufer oder auf herausragenden Steinen im Fließgewässer finden, wo sie von den Vögeln abgelegt werden. Zwischen Steinchen oder Pflanzen fallen sie wenig, auf Schnee dagegen sehr auf. Deutlich sind hellgelbliche von dunklen Speiballen zu unterscheiden, graue und bräunliche sind weniger häufig. Die beiden Haupttypen unterscheiden sich in: Färbung, Form, Größe, Oberfläche, Festigkeit, Gewicht, Wassergehalt, chemischer Reaktion und in der Zusammensetzung der Bestandteile.

Nach der Art der häufigsten Bestandteile kann man die hellen als Gammaridenballen, die dunklen als Trichopterenballen bezeichnen. Die hellen Ballen fand ich nur im Herbst und Winter, die dunklen besonders häufig im Sommer. Außerdem stellte ich fest, daß im allgemeinen Wasseramseln der schnellströmenden Gebirgsbäche mit steinigem Grund auch im Winter, wenn sie im Revier bleiben, dunkle Ballen bilden, die Vögel im Meta- und Hyporhithral sowie Potamal dagegen im Sommer dunkle und graubraune im Winter helle Ballen abgeben. Das jahreszeitlich verschiedene Vorkommen der beiden Ballentypen beruht auf dem Nahrungswechsel der Vögel infolge Änderung des Nahrungsangebotes, Wanderungen der Beutetiere und der Wasseramseln.

Der Vergleich zwischen den Speiballen, die am Gewässer und von Käfigvögeln gesammelt wurden, ergab, daß die Wildvögel überwiegend kleine Tierstadien erbeuten. *Cinclus*-Nestlinge geben kurz vor dem Ausfliegen (Alter 20 Tage), vielleicht auch schon früher, Speiballen ab, die denen der Altvögel ähnlich sind.

Die in den Ballen fast regelmäßig nachgewiesenen Pflanzenreste sind sicher zum größten Teil beiläufig mitverzehrt worden. Ihr Anteil in den Ballen ist aber allgemein gering. Steinchen konnte ich besonders zahlreich in dunklen Ballen nachweisen. Sie können vom Vogel aktiv aufgenommen werden. Die meisten werden sicher an der Nahrung hängend mitverzehrt. Viele Steinchen stammen von den Röhrenköchern der Trichopteren, die manchmal in den Magen gelangen.

Es fällt auf, daß in den Ballen fast nur solche Tierarten vertreten sind, die einen stärkeren Hauptpanzer oder ein Gehäuse besitzen. Besonders die stark sklerotisierten Coleopteren (hier mit 10 Familien vertreten) und Gammariden konnten nachgewiesen werden. Nur in Einzelfällen sind weichhäutigere Formen (z. B. Ephemeropteren oder die Wasserspinne *Argyroneta)* in den Speiballen vertreten. Da die Ballen die „unverdaulichen oder schwerverdaulichen Substanzen" (Stresemann 1927—1934) enthalten, stellen die in diesen nachgewiesenen Beutetiere wahrscheinlich nur einen bestimmten Teil der Gesamtnahrung, nämlich die Arten mit unverwertbaren Hartteilen, dar.

4. Untersuchung des Mageninhaltes

a) *Bisher durchgeführte Magenanalysen*

Angeregt durch die Behauptung der Fischereiwirtschaft, daß *Cinclus* den Fischbestand erheblich schmälere, wurden im letzten und noch Anfang dieses Jahrhunderts in vielen Ländern immer wieder Wasseramseln erlegt, um die Beutetierreste im Magen zu überprüfen (Tab. 16, 17). Die umfangreichste Untersuchung der Mageninhalte erlegter Wasseramseln hat Vollnhofer (1906) vorgenommen (Tab. 18).

Tabelle 16: Bisher durchgeführte Magenanalysen

Literatur (s. Literaturverzeichnis)	Land	Anzahl der Vögel
(1) Aliton, in Dresser 1871, nach Hennicke 1895	—	mehrere
(2) Alston, E. R., nach Witherby 1949	—	mehrere
(3) Baer, W. 1903, 1909 u. 1910	Sachsen	12
(4) Brehm, Chr. L. 1822, 1856	—	mehrere
(5) Burg, G. v. 1889, nach Studer-Fatio 1889	Schweiz	8
(6) Crisp, E. 1865	England	3
(7) Fehlmann, J. W. 1914, nach Corti 1959	Steiermark	1
(8) Girtanner, G. A., nach Naumann-Hennicke 1905	Schweiz	mehrere
(9) Gloger, C. L., nach Brehm, A. E. 1869	Schlesien	mehrere
(10) Gould, in Dresser 1871, nach Hennicke 1895	—	5
(11) Gurney, J. H., nach Witherby 1949	Norfolk u. Skandin.	mehrere
(12) Hellweger, E. 1920, nach Corti 1959	Pustertal	2
(13) Homeyer, E. F. v. 1883	—	viele
(14) Hortling, D., nach Witherby 1949	—	mehrere
(15) Kastner, C. 1899, nach Corti 1959	Österreich	12
(16) Klaas, C. 1952 a	Taunus	1
(17) Kleinschmidt, O., nach Franz, J. 1943	Lappland	1
(18) Koppitsch, nach Groebbels 1932	—	mehrere
(19) Kovacevic, J. u. Danon, M. 1950/51, 1958/59	Jugoslawien	5
(20) Lorenz v. Liburnau, L. 1902—1913, nach Corti 1959	Salzburg u. Tirol	17
(21) MacGillivray, in Yarrell 1837, nach Hennincke 1895	Großbrit.	viele
(22) Metzger und Glaser, nach Paulstich 1883	—	10 (auch Nestlinge)
(23) Morbach, J. 1943	Luxemburg	mehrere
(24) Naumann, J. A. 1823	—	mehrere
(25) Rackebrandt, 1885	Nieder-sachsen	mehr als 12
(26) Ruttner, F. 1925, nach Corti 1959	—	6
(27) Sch., A. 1912	Schweiz	3
(28) Schlegel, R. 1929	Berchtes-gaden	1
(29) Seebohm, H., nach Naumann-Hennicke 1905	—	6
(30) Tschusi, V. v. 1883, nach Corti 1959	Österreich	viele
(31) Ulmer, G. 1925	Ungarn	mehrere
(32) Vollnhofer, P. 1906	Ungarn	482
(33) Wacquant-Geozelles, Staats, v. 1895	Österreich	mehrere (auch Nestlinge)
(34) Weber 1889, nach Studer-Fatio 1889	Schweiz	mehrere
(35) Yarrell, W., nach Naumann-Hennicke 1905	—	mehrere

Tabelle 17: Die bei Magenanalysen gefundenen Teile des Mageninhaltes (außer Vollnhofer, 1906).
Die Zahlen geben die Anzahl der Nachweise an, die Zahlen in Klammern weisen auf die Autorenliste der Tabelle 16 hin.

Beutetiere:

Vermes:	*Planaria* und *Polycelis* 1 (14), „ganze und Reste von Würmern" 1 (13), „Würmchen" 1 (23) (4). *Gordius aquaticus* 1 (6).
Crustacea:	„Wasserflöhe" 1 (23), *Asellus* 1. *Gammarus* ausschließlich oder vorwiegend 5, Reste 9.
Arachnida:	Reste von Spinnen 1 (13).
Myriopoda:	„Tausendfüßler" 1 (23).
Insecta:	
Larven und Imagines:	ausschließlich oder vorwiegend 7, Reste 9, Reste von Insektenflügeln 4.
Ephemeroptera:	Hafte und ihre Larven (3), (4), allgemein Ephemeropterenlarven 7, *Baetis*-Larve 1 (20), *Ephemera vulgata* 3 (33,3). *Palingenia horaria* Imago 1 (33), (21).
Plecoptera:	Imagines 1 (33), *Perlidae* 1 (10), *Perla* 1 (33), *Nemoura*-Larve 1 (20).
Odonata:	verschiedene Larven 2 (33, 20), Imagines 1 (33).
Heteroptera:	*Notonecta glauca* 10 (33), 1 (22), Wasserskorpion 1 (33).
Hymenoptera:	Hautflügler ganz oder Fragmente 1 (13), *Formicidae* 1 (19), „Kopf, Beine, Vorderflügel und Flügelfragmente von *Formica* spec.? (von Hochzeitsflug oder ins Wasser gefallen)" 1 (28).
Coleoptera:	Käferchen (4), Reste von Imagines 3, „im Winter wesentlich ganz kleine Käfer" 1 (13), Larven 1 (33), „Larven von Hydrophili" 1 (21), *Hydrophilus* 8, *Hydroporus* 1 (28) *Elmis maugei* 2, *Scarabaeidae* 1 (19), *Staphylinus* 1, *Platambus (Agabus)* 1 (28),*Gyrinus* 1 (11), Carabidae 1 (2), *Dytiscus* 1.
Megaloptera:	*Sialis lutaria, Larven* und Imagines 1 (33).
Trichoptera:	Imagines 1 (33), Larven 5, Larven und Gehäuse 10, Gehäuse 2, Phryganeidae (Larven und Gehäuse, einmal ganzes Gehäuse) 11, Hydropsychidae 1, *Phryganea* (4), *Brachycentrus montanus* (zahlreiche Gehäuse mit Chitinteilen), *Silo* (mehrere Gehäuse), *Micrasema* (zahlreiche Sandgehäuse), *Stenophylax* (Larve und Gehäuse, etwa 15 mm lang) (31), Larven von *Limnophilus* und *Philopotamus* (16).
Lepidoptera:	„Spannerraupen" 1 (23).
Diptera:	Ganze Fliegen und Teile 2, mehrere Mückenarten *Culex* 1 (4), „Blepharoceralarven" 1 (20), *Chironomus*-Larven 3 (20), Nematocera-*Tanypus*-Larven zahlreich 2 (3), Brachycera-*Atherix*-Larven (2 cm) 1 (3).
Mollusca:	Mollusken 7, Schnecken 1, *Ancylus fluviatilis* (vollständige bis 5 mm Größe und Stücke von Schalen) (23), *Limnaea*, Schalenreste (15), *Limnaea ovata* 3 (28), (22).
Pisces:	24 Autoren geben an, daß sie nie in Wasseramselmagen Fischreste gefunden haben, andere fanden in 10 von insgesamt 79 Magen Reste von kleinen Fischen.
Pflanzenteile:	„Wasserpflanzen" 7, „Samen, etwa kleiner als ein Hanfkorn" 1 (15).
Steinchen:	Einige (6), regelmäßig (20), viele (15).
Sonstiges:	„Stückchen Band" 1 (15).

b) *Die Untersuchung Vollnhofers*

Forstingenieur und Ministerialrat Paul Vollnhofer hat im Auftrag des Ungarischen Landwirtschaftsministeriums eine eingehende Untersuchung des Mageninhalts von 482 Wasseramseln durchgeführt (etwa 1902—1904), um die fischereiwirtschaftliche Bedeutung dieser Art festzustellen. Aus den verschiedenen Gebieten des Königreichs Ungarn ließ er sich die Vögel von den Forstbehörden zuschicken. Vollnhofer war bemüht, die Beutetierchen genau zu bestimmen. Er hatte Ulmer, dem bekannten Trichopterenspezialisten, Proben übersandt und die verschiedenen Tierformen auch im Lebensraum beobachtet.

Wichtige Angaben Vollnhofers zu seinen Magenanalysen und Freilandbeobachtungen seien im folgenden zusammengefaßt.

G a m m a r u s : *Cinclus* verzehrt davon sehr große Mengen. Viele Magen enthielten 8—10 dieser Tiere. Nach den Mageninhalten zu urteilen, ernährt sich die Wasseramsel das ganze Jahr über gleichmäßig häufig von dieser Beute. An der orangengelben Färbung waren die bei der Verdauung zurückgebliebenen Reste der Gammariden zu erkennen. — Durch Heben der Steine und Aufwühlen fängt die Wasseramsel diese Tiere relativ leicht.

T r i c h o p t e r a : Sehr oft wurden die Köcher in den Magen festgestellt. „In manchen Magen habe ich 600—700 Köcher gefunden." Die Trichopterenlarven leben räuberisch und verzehren wahrscheinlich auch Fischbrut. Oftmals konnten nur unbestimmbare Teile gefunden werden. Folgende Formen konnten im Mageninhalt festgestellt werden:

Hydropsyche variabilis, Köpfe sehr oft

Silo sp.?, nicht so oft wie vorige Art

Stenophylax sp.? seltener

Brachycentrus montanus, sehr oft

Micrasema minimum, sehr kleine Köcherlarve, besonders zahlreich, in manchen Magen 800 gezählt.

P e r l i d a e : Meist nur Teile dieser Beutetiere gefunden. Einmal vollständige Perlalarve einem Magen entnommen. Sowohl Larven als auch Imagines festgestellt. Sicher bestimmt:

Perla bicaudata

Nemura sp.?

E p h e m e r i d a e : In einigen Fällen völlig unversehrte Stücke gefunden. Folgende konnten bestimmt werden:

Ephemera vulgata

Euporus sp. (soll wahrscheinlich *Epeorus* heißen)

O d o n a t a : Sowohl Larven als auch Imagines gefunden. In einem Fischteich hatten sehr viele Libellenlarven die Fischbrut vernichtet. Man glaubte zunächst, die Wasseramseln hätten die Jungtiere verzehrt. Bei der Reinigung des Beckens fand man ungeheure Mengen an Libellenlarven im Schlamm.

Bestimmte Arten:

Epitheca bimaculata

Agrion puella

Tabelle 18: Die Bestandteile der Mageninhalte von 482 Wasseramseln, nach Untersuchungen von Vollnhofer (1906).

Für jeden Jahresabschnitt werden die Anzahl der Magen, in denen die betreffenden Beutetiergruppen vorkamen, und die entsprechenden Prozentwerte angegeben.

Mageninhalt	März-Mai	Juni-August	Sept.-Okt.	Nov.-Febr.	Jahr
Gammarus	50= 17,2 %	8= 17,4 %	11= 55,0 %	24= 19,2 %	93= 19,3 %
Ephemeroptera	4= 1,4 %	—	—	3= 2,4 %	7= 1,5 %
Plecoptera	70= 24,1 %	2= 4,3 %	6= 30,0 %	29 = 23,2 %	107= 22,2 %
Odonata	—	1= 2,2 %	1= 5,0 %	—	2= 0,4 %
Hemiptera	1= 0,3 %	4= 8,7 %	1= 5,0 %	2= 1,6 %	8= 1,7 %
Coleoptera	14= 4,8 %	11= 23,9 %	10= 50,0 %	7= 5,6 %	42= 8,7 %
Trichoptera	272= 93,5 %	40= 87,0 %	14= 70,0 %	116= 92,8 %	442= 91,7 %
Mollusca	26= 8,9 %	1= 2,2 %	4= 20,0 %	16= 12,8 %	47= 9,8 %
Pisces	17= 5,8 %	4= 8,7 %	3= 15,0 %	17= 13,6 %	41= 8,5 %
Pflanzenteile	22= 7,6 %	4= 8,7 %	2= 10,0 %	9= 7,2 %	37= 7,7 %
Steinchen	251= 86,3 %	38= 82,6 %	15= 75,0 %	97= 77,6 %	401= 83,2 %
Anzahl Magen	291=100,0 %	46=100,0 %	20=100,0 %	125=100,0 %	482=100,0 %

Rhynchota: Sehr oft festgestellt. Für die Fischbrut sind sie sehr schädlich. Bestimmt wurden:

Nepa cinerea
Notonecta glauca
Hydrometra sp.?
Aphrophora alni

„Von der letzteren Art 3 total erhaltene Imagines in Magen gefunden. Es handelt sich um zufällig ins Wasser gefallene Exemplare. Die Wasseramseln haben die Tiere aus dem Wasser gefischt."

Coleoptera: Es wurden 3 Arten festgestellt, die ständig im Wasser leben. Die anderen in den Magen gefundenen Käfer sind zufällig ins Wasser geraten und von den Vögeln herausgefischt worden.

Bestimmt wurden:

Parnus prolifericornis 3—4 mm großer Käfer
Riolus nitens 2 mm großer Käfer

Beide Arten öfter gefunden. Diese leben im Wasser unter den Steinen. Außerdem noch bestimmt:

Chrysomela	Überreste
Tomicus sp.	2 Stück

M o l l u s c a : Sowohl Scherben als auch ganze Gehäuse gefunden. Die Scherben ähneln sehr den Schuppen der Fischreste und können mit diesen verwechselt werden. Unter stärkerer Vergrößerung sieht man aber sofort den Unterschied.
Bestimmt wurden:

Ancylus fluviatilis
Limnaea sp.?
Limnaea peregra
Clausalia sp.?
Cionella hibrica

P i s c e s : Nur in wenigen Magen Skeletteile von Fischen nachgewiesen. Die Teile waren aber so klein (also nur Fischbrut) und zerrieben, daß eine Bestimmung nicht möglich war. Nur in 2 Fällen Eizellen gefunden, doch konnte nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ob es sich um Fisch- oder Insekteneier handelt.

P f l a n z e n t e i l e : Nur wenige Pflanzenreste gefunden. Diese sind zufällig mit der Nahrung aufgenommen worden. Es handelt sich um:

Pflanzenfasern
Blattreste
Blattnadeln (wahrscheinlich von zerfallenen Köchern)
Unkrautsamen, in einigen Fällen.

S t e i n c h e n : In jedem Magen wurden Sandsteinchen gefunden. Entweder gelangen diese direkt oder durch die aufgenommenen Köcher in den Magen.

Da im Sommer und Herbst nur wenige, im Frühjahr aber sehr viele Wasseramselmagen untersucht wurden, kann man nur unter Vorbehalt die Angaben aus den verschiedenen Jahreszeiten in Tabelle 18 miteinander vergleichen. Die am häufigsten nachgewiesenen Beutetiere sind die Trichopteren, die besonders im Frühjahr und Winter dominieren. Der Anteil der Coleopteren nimmt dagegen im Sommer und Herbst deutlich zu, im Winter und Frühjahr ab. Gammariden und Mollusken sind im Herbst und Winter am meisten vertreten.

Von den weichhäutigen Beutetieren wurden nur die Plecopteren mit einem höheren Anteil nachgewiesen, die Ephemeropteren nur selten oder nicht. Dipteren wurden nicht festgestellt. Dieser geringe Prozentsatz der weichhäutigen Nahrungstiere entspricht mit großer Wahrscheinlichkeit nicht dem tatsächlichen Nahrungsbild der Wasseramsel. Diese Nahrungstiere werden sehr schnell verdaut oder mindestens aufgelöst, daß man gewöhnlich nichts mehr feststellen kann. Schon Christian Ludwig Brehm (1822) gibt an, daß *Cinclus* „so kleine Insekten frißt und diese so schnell verdaut, daß man die wenigsten erkennen kann". Innerhalb von 10 Minu-

ten waren Fliegen und Spinnen von Sperlingen verdaut worden, ohne erkennbare Reste zu hinterlassen, wie Mansfeld (nach Dathe 1953) nachgewiesen hat.

Fachentomologen hätten in dem Nahrungsbrei der Magen wahrscheinlich noch mehr Beutetiere (gerade auch die Teile der weichen und kleinen Formen) identifizieren können, als es Vollnhofer vermochte. Dies zeigt der Hinweis von Ulmer (1925), der allein in einem einzigen ihm von Vollnhofer übersandten Mageninhalt drei verschiedene Trichopterengattungen und eine Trichopterenart genau bestimmen konnte.

c) *Eigene Feststellungen*

Eine Wasseramsel fand ich tot am Ufer, eine andere verunglückte im Netz, die Nestlinge lagen tot im Nest (Tab. 19).

Tabelle 19: Die zur Magenuntersuchung verwendeten Wasseramseln und die Größe der Magen

Nr.	Alter	Datum und Gewässer	Größe der Magen (Länge × Breite)	
			Proventriculus	Ventriculus
1	ad	Fulda 22. 6. 1967	9 ×7 mm leer	17 × 14 mm voll
2	ad	Brend 1. 7. 1967	9 × 7 mm leer	19 × 16 mm voll
3	pull 6 Tage	Fulda 15. 6. 1967	—	—
4	pull 5 Tage	Ulmbach/Kinzig 3. 5. 1969	—	21 × 15 mm sehr voll
5	pull 13 Tage	Haune 17. 4. 1967	8 × 7 mm leer	18 × 15 × 11 mm voll
6	pull 4 Tage	Fulda 4. 7. 1967	—	17 × 12 × 10 mm voll
7	pull 19 Tage	Döllbach 18. 4. 1967	—	20 × 15 × 13 mm sehr voll

(1) Ergebnis der Untersuchung der Magen- und Darminhalte

Proventriculus, Ventriculus und anschließender Darmabschnitt wurden entnommen und deren Inhalt in alkoholische Lösung gebracht.

Proventriculus: Meist leer, in einem befinden sich einige Gliedmaßenteile von Käfern.

Ventriculus:

Nr. 1 = Viele braune Teilchen (die meisten 0,1—0,5 mm lang) bilden den Mageninhalt. Sie stammen von Trichopterenlarven, worauf die Färbung und die Form der Gliedmaßenstücke (0,5—2 mm lang) hinweisen.

Eine Trichopterenlarvenhülle mit Gliedmaßen an den Thoraxsegmeten, gepreßt und verschlungen, lappig. Eine Kopfkapsel teilweise erhalten (1 mm breit). Viele Steinchen (0,5—1,5 mm lang).

Nr. 2 = Viele dunkelbraune Teilchen, meist 0,2—1,5 mm groß, bilden den Mageninhalt.

6 noch deutlich zu erkennende Trichopterenlarvenhäute als Hüllen ohne Eingeweide erhalten (sind zusammengepreßt und gefaltet, Gliedmaßen und Thoraxhautskelett noch zusammenhängend mit abdominaler Haut). Jede Larvenhaut 6 mm lang. Die 6 Kopfkapseln liegen getrennt, jede 1 mm breit und 2 mm lang.
Von einer Imago (welche Tiergruppe?) die 2 gefalteten und teilweise zerstörten häutigen Flügel. Wenige kleine Steinchen.

Nr. 3 = Bräunliche einheitliche Masse. Teilchengröße meist 0,3 mm.

Eine Trichopterenlarve (aus Röhrenköcher) noch zu erkennen: Kopf und Thorax noch gut erhalten, Abdomen größtenteils verdaut.
Eine Trichopterenimago, noch nicht ganz zersetzt, besonders die Flügel noch erhalten.
Wenige kleine Steinchen.

Nr. 4 = Reste von Ephemeropteren:
Ecdyonurus spec., *Rithrogena* spec.
Epeorus spec. häufig (Nymphen, schon in Bereitschaft zu schlüpfen, Flügelscheiden weit ausgebildet.).
Baetis rhodani: mehrere Nymphen in Teilchen, Flügelscheiden geöffnet und Flügel teilweise ausgetreten. Dies weist darauf hin, daß die Tiere sich am Ufer kurz vor dem Schlüpfen zur Subimago befanden, als der Vogel sie erfaßt hat.

Trichopteren:
2 Kopfkapseln (2 mm breit — 2,5 lang),

Gammarus fossarum:
1 Exemplar gut erhalten, 6 mm lang. In den Extremitäten befinden sich noch Fetttröpfchen mit orangefarbenen Karotinoiden.
1 Exemplar *Gammarus fossarum* in Teilen.

Nr. 5 = Sehr viele schwarz und dunkelbraune Teilchen.

Coleopteren:
Etwa 5 Käfer, viele Teilchen.

Trichopteren:
2 häutige Außenskelette von Larven stark verdaut, gedreht und gepackt.
Viele Stücke von Köcherfliegenlarven aus Röhrenköchern (Kopfkapsel- und Thoraxstücke).
Steinchen: Größtes 3—4 mm, kleinstes 0,5 mm.

Nr. 6 = Trichopteren:

Teilchen von Imagines, besonders von Flügeln, Larve mit Gehäuse.

Dipteren:
Nematocera (Imago)

Ephemeropteren:
Baetis-Larve im Stadium der Nymphe kurz vor dem Schlüpfen (Flügelscheiden geöffnet, Flügel teilweise austretend).

Coleopteren:
Flügeldecke von einem Käfer: *Lesteva* (lebt am Ufer, auf Steinen und Moos).

Duodenum:

Nr. 1 = Stückchen von Flügeln 1 mm lang, Gliedmaßenstückchen 0,5—1 mm, Steinchen 0,5—1,5 mm lang und breit, Teilchen meist 0,1—0,5 mm lang.

Nr. 3 = Pflanzenfaser 8 mm lang, Gliedmaßenstückchen und Thoraxteilchen von Trichopteren, Federchen (5 mm lang) wahrscheinlich von der Wasseramsel. Teilchen meisten 0,1—0,5 mm lang.

(2) Der Bau des Wasseramselmagens im Vergleich mit den Magen anderer Vögel

Der Drüsenmagen (Proventriculus) ist ein drüsenreicher, aber nur mit schwacher Muskulatur versehener spindelförmiger bis rundlicher Sack. Besonders hervortretende Mündungsporen von Drüsen oder auffallende Drüsenfelder sind nicht zu erkennen. Zur Speiseröhre (Ösophagus) und zum Muskelmagen hin ist eine deutliche Ringfaltung ausgebildet.

Der Muskelmagen (Ventriculus) besitzt eine relativ dicke Muskelwand, die an der Schmalseite wulstartig ausgebildet ist und hier maximal 4 mm mißt.

Im Inneren fällt die relativ rauhe, braune keratinoide Schicht auf. An der Zeichnung (Abb. 20) ist zu erkennen, wie sie sich am Magenein-

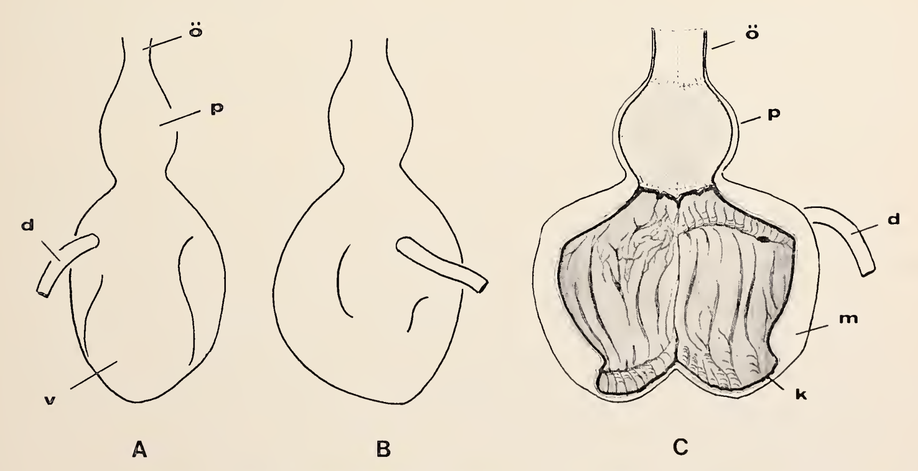


Abb. 20: Magen einer Wassseramsel. A und B von außen, C aufgeschnitten und aufgeklappt.
ö Ösophagus, p Proventriculus, v Ventriculus, m Muskelwulst, k keratinoide Schicht, d Duodenum.

gang — wahrscheinlich als Folge der Lagerung in Alkohol — zu lösen beginnt. Viele größere und kleinere Längsfalten und -furchen gliedern die Oberfläche der Innenschicht. Besonders auffallend sind zwei größere Querfalten. Eine erkennt man im hinteren Magenabschnitt, die andere ist in dem Endabschnitt ausgebildet. In ihr liegt der Ausgang zum Zwölffingerdarm (Duodenum). Vielleicht unterstützt sie wie bei manchen Vogelarten die Funktion des Pförtners. Die keratinoide Schicht und die Muskulatur der Magenwand sind für die mechanische Zerkleinerung der mit einem harten Außenpanzer versehenen Insekten und Krebstiere als auch der hartschaligen Mollusken notwendig. Steinchen und die scharfkantigen Bruchstücke der Chitinpanzer und Schalenstücke unterstützen die Mahltätigkeit der Ventriculuswandung.

Die Wasseramsel gehört also nach der Ausbildung und Funktion ihres Magens in die Gruppe der Vögel, die sich zum Teil von stark gepanzerten Arthropoden und schalentragenden Mollusken ernähren und einen gut entwickelten Muskelmagen haben. Zusammen mit den Körnerfressern stehen diese jenen Vögeln gegenüber, die einen weichhäutigen und dehnbaren Ventriculus aufweisen, keine eingehende mechanische Verdauung zeigen und sich von wenig resistenter Kost ernähren (vergl. Stresemann 1927—1934, p. 160).

Schon Chr. L. Brehm (1822) beschrieb die Magen von *Cinclus*: „Der Vormagen schlauchartig, voll Drüsen. Der eigentliche Magen klein, fleischig, inwendig harthäutig. — Kleine Kieskörner enthält der Magen dieses Vogels immer".

Nach Vollnhofer (1906) zeigen die relativ dicke Muskelwand des Ventriculus und die darin regelmäßig anzutreffenden Steinchen, daß der Wasseramselmagen zur Verdauung von harter Nahrung eingerichtet ist: stark chitinisierte Insekten, Larven in Köchern und Mollusken mit Schalen. Wenn *Cinclus* ein spezieller Fischverzehrer wäre, müßte er einen dünnwandigen Magensack haben.

Sehr selten fand Vollnhofer leere Magen (von 482 nur 6!). Er schloß daraus, daß die Wasseramseln täglich sehr viel Nahrung zu sich nehmen. „Die Wasseramsel frißt den ganzen Tag fortwährend. Aus der großen Zahl der Nahrungsteile ist eine unaufhörliche Nahrungsaufnahme zu folgern. Jederzeit abgeschossene Vögel hatten Nahrung im Magen." Dies ist deshalb notwendig, weil die Beutetiere zum größten Teil aus Hautpanzern oder Gehäusen bestehen, die unverwertbar sind. Also muß der Vogel viel mehr Beutetiere aufnehmen als andere Vögel, die weichere Nahrung verzehren wie z. B. die von Fischen lebenden.

d) *Zusammenfassung und Diskussion*

Die unter a) und b) dargelegten Ergebnisse der Magenanalysen sind nur bedingt vergleichbar. Viele Einzeluntersuchungen wurden von verschiede-

nen Personen vorgenommen und mit unterschiedlicher Genauigkeit. Während zum Beispiel Baer (3, s. Tab. 16) und Schlegel (28) sehr genaue Beschreibungen der Mageninhalte veröffentlichten, sind die anderer Autoren unsicher und möglicherweise falsch. Ob Morbach (23) wirklich „Wasserflöhe" also *Daphnia*, „Würmchen" (vielleicht Insektenlarven?) und „Spannerraupen" fand, ist fraglich. Vollnhofer hat versucht, das umfangreiche Material genau zu bestimmen. Erfahrene Entomologen hätten allerdings exaktere Angaben zur systematischen Zugehörigkeit der Tiere erarbeiten können.

Wie bei der Speiballenanalyse wurden auch hier Landtiere und biotopfremde Beutetiere festgestellt. Das weist darauf hin, daß *Cinclus* diese am Ufer gefangen oder aus dem Wasser aufgenommen hat, in das die Tierchen zufällig geraten waren. Verschiedene Beutetiere beweisen, daß *Cinclus* gerade die Stadien, die zum Schlüpfen an die Wasseroberfläche kommen, aus dem Wasser kriechen und gerade ausschlüpfen (bei Ephemeropteren aus der Nymphe zur Subimago) erbeutet.

Wichtig ist der sichere Nachweis von *Formica* in 2 Fällen (und ein weiterer möglicher Fund) als Bestandteil des Mageninhaltes. Neben Insekten mit stärker chitinisierten Hautpanzern und Köchern sowie Mollusken wurden bei den Magenuntersuchungen im Gegensatz zu den Speiballenanalysen auch mehrere weichhäutige Formen nachgewiesen. Dies — besonders aber der Nachweis von Würmern z. B. der sehr weichen Planarien — ist nur so zu erklären, daß die Wasseramseln kurz nach dem Verzehren dieser Tiere geschossen und die Magen bald danach präpariert worden sind. Auch die gefundenen großen Beutetiere wie „*Atherix*-Larve 20 mm", „*Stenophylax*-Larve und Gehäuse etwa 15 mm lang" — dürften gerade vor dem Abschuß von den Vögeln aufgenommen worden sein, sonst hätte man sie nicht mehr vollständig erhalten vorgefunden.

Wie die beiden Tabellen (Tab. 17 u. 18) zeigen, überwiegt der Anteil der harten Nahrung über den der weichen um das Dreifache. Entspricht dieses Verhältnis der wirklichen Nahrungszusammensetzung? Die Anatomie des Magens weist ja auf harte Nahrung hin. Nach den Sichtbeobachtungen und Halsring-Untersuchungen zu urteilen, fängt *Cinclus* aber auch sehr viele weichhäutige Beutetiere. Die weiche Nahrung wird sehr rasch verdaut und ist auch bei zahlreichen Magenuntersuchungen nicht mehr vollständig nachweisbar. Die vielen kleinen Trichopterengehäuse in den Magen beweisen, daß *Cinclus* diese zarten Trichopterenlarven mitsamt ihren Köchern verzehrt. Die größeren Arten oder Individuen werden in der Regel aus ihren Gehäusen geholt und ohne diese aufgenommen. Auch andere vergleichbare Vogelarten nehmen Trichopterenköcher mit der Nahrung auf. Norlin (1965) fand Pflanzenteile und gleichmäßig große Steinchen in den Magen von Limikolen. „Sie dürften von den Wohnröhren der Trichopteren-Larven herstammen. Solche fand ich in halb aufgelöstem Zustand in mehreren Magen".

Steinchen wurden regelmäßig und sowohl in vollen als auch leeren Magen der Wasseramseln festgestellt. Dies läßt darauf schließen, daß Steinchen zur Zerkleinerung der Nahrung dienen.

Die Magen der zu allen Tageszeiten geschossenen Vögel, die Vollnhofer untersuchte, enthielten mit wenigen Ausnahmen stets Nahrungsteile. *Cinclus* scheint demnach mehr Nahrung zu sich zu nehmen als andere Vogelarten, offenbar deshalb, weil die Beutetiere viele unverdaubare Hartteile enthalten.

5. Kotuntersuchungen

a) *Allgemeines*

Man kann durch Feststellung des Kotes beurteilen, ob Wasseramseln in einem Gewässer vorkommen und wo ihre Reviere, Ruheplätze, Nahrungsplätze und manchmal auch die Brutplätze sind. Findet der Beringer frischen Kot, wird er „mit bester Aussicht auf Fangerfolg sein Spannetz über den Bach hängen" (Sunkel 1940). Der Kot der Wasseramsel ist leicht an seinem Umfang zu erkennen. Während die Exkremente von *Motacilla cinerea* und *alba* nur kleine 1—2 cm große Kotflächen bilden, hinterläßt *Cinclus* viel größere weiße Kotkleckse. Durchschnittlich sind die Kotflächen 3—6 cm lang und 1—3 cm breit, oft auch 1—2 cm breit und bis 10 cm lang. Mancher Kot fließt nämlich ein Stück an der Steinseite herunter. Die Exkremente der Wasseramsel sind relativ flüssig, wahrscheinlich wegen des hohen Wassergehaltes der Beutetiere. Der relativ flüssige Kot wird, wie bei Käfigvögeln zu sehen war, nach kurzem unruhigem Trippeln mit den Beinen und Drehbewegungen des Körpers, schließlich nach Heben des Hinterkörpers abgestoßen. Oftmals schien es, als ob sich der Vogel dabei so ausrichtete, daß der Kot ans Ufer oder einen größeren Stein spritzte. Dient der Kot bei *Cinclus* vielleicht der Markierung des Reviers?

Wasseramselkot ist relativ schwer. Ein brütendes Weibchen gab, als es in Nestnähe gefangen wurde, eine Kotmenge von 1,05 g ab. Zehn Kotballen von Nestlingen wogen 0,1—1,8 g.

b) *Ergebnis der Kotanalyse*

Insgesamt wurden 30 Kotballen von Nestlingen und 40 frische, also noch flüssigweiche, Kotkleckse von Steinflächen entnommen. Sie kamen in 70 % alkoholische Lösung. Gesammelter trockener Kot läßt sich nur schwer auflösen und untersuchen. Der gelöste Kot wurde zur Untersuchung in Schälchen mit Millimeterskala gegeben und unter dem Binokular betrachtet.

Kot von Altvögeln

Allgemein stellte ich eine flockige, lockere Grundmasse mit feinen Teilchen, die kleiner als 0,5 und 0,1 mm waren, fest. Darunter befanden sich auch größere Gliedmaßenteile, Hautpanzersegmente oder deren Stücke mit

einer Größe von 0,5—2 mm. Auch die größeren Teile waren weich, dünn und z. T. zerfetzt. Mancher Kot enthielt viele Chitinteile. In solchem waren vor allem die stark pigmentierten Käfergliedmaßenteile mit Krallen, Elytrenstücke sowie häutige Flügel ganz und in Teilen zu erkennen. Einmal fand ich ein vollständiges Beinskelett von einer Trichoptere, 4 mm lang. Der im Winterrevier des Aschenbaches (Nebenfluß der Nüst) vom 13.—27. 1. 1967 gesammelte Kot war sehr feinteilig und hellbraungelblich. Er enthielt nur sehr wenige größere Teilchen, z. B. 2—5 mm lange Pflanzenfasern. Daß diese Wasseramseln vorwiegend Gammariden verzehrt hatten,konnte aus den Speiballen, die zur gleichen Zeit in dem Revier gesammelt wurden, erkannt werden. Der Kot bestand ebenfalls aus Gammaridenteilchen, die aber viel kleiner waren als die in den Speiballen ermittelten.

Kotballen der Nestlinge

Die von Hüllen umgebenen Kotballen enthielten Teilchen der Beutetiere von derselben Größe wie in dem Altvogelkot. Wie die Tab. 20 zeigt, bilden die mittelgroßen Gliedmaßenteile und Hautpanzerstücke die größten Anteile in Speiballen und Mageninhalten. Im Kot überwiegt die flockige lokkere Masse der Feinteile. Steinchen sind zahlreich in Speiballen und Mageninhalten. Im Kot dagegen findet man nur wenige sehr kleine Steine.

Tabelle 20: Vergleich der Bestandteile in Speiballen, Mageninhalt und Kot

Bestandteile und deren Größe	Speiballen	Mageninhalt	Kot
Feinteile, 0,1—0,5 mm und kleiner	viele, harte Stückchen	großer Anteil	größter Anteil, flockig lockere Masse
Gliedmaßenteile, Panzerstücke u. a. 0,5—2 mm	größter Anteil	größter Anteil	Chitinteile, aber weich und dünnwandig
Größere Teile, Ganze Tiere, Rümpfe, Köcher	großer Anteil	viele	fehlen
Steinchen	häufig, z. T. sehr viele 2-3, bis 5 mm	viele, z. T. weniger 2-3, bis 5 mm	wenige, 0,1—0,5 mm und kleiner, selten bis 1 mm

Zusammenfassend wird festgestellt, daß die Kotuntersuchungen nur einen sehr geringen Einblick in das Nahrungsspektrum gewähren. Es ist lediglich möglich, die großen Beutetiergruppen, die Coleopteren und Trichopteren,

aufgrund der größeren und mittelgroßen Teile (besonders Gliedmaßenteile) zu unterscheiden. Gammaridenteile sind viel mehr zerlegt worden bei der Passage durch den gesamten Darmtrakt und liegen im Kot in sehr feiner Zerteilung vor. Dathe konnte im Mauerseglerkot „Kerbtiere von der Größenordnung grob gemahlenen Pfeffers" (1951) und „mit einer Ausnahme nur robuste Käferreste" (1953) nachweisen.

Ein wichtiges Ergebnis dieser von Dathe bei *Apus apus* ausgeführten Kotanalyse ist die Feststellung, „daß die unverdaulichen Chitinteile nicht, wie wir es sonst bei vielen Insektenfressern kennen, als Gewölle ausgeworfen werden, sondern daß sie den Darm passieren und den Vogelkörper durch den After verlassen". Für *Cinclus* trifft diese Feststellung nicht zu. Die Analyse der Speiballen wies nach, daß die harten Teile der Nahrung ausgespien werden, die Kotuntersuchung ergab unverdauliche Stückchen in Menge in den analen Ausscheidungen. O. und M. Heinroth (1926) fanden bei ihren Aufzuchtvögeln später alle unverdaubaren Hartteile der Nahrung im Kot. Wahrscheinlich fütterten sie die Jungvögel ausschließlich mit weicher Nahrung. Im Gegensatz dazu gaben meine aufgezogenen Wasseramseln regelmäßig bei der Fütterung mit *Tenebrio molitor* und *Gammarus* Speiballen ab. Auch der Kot enthielt zahlreiche Hautpanzerteilchen dieser Tiere.

Nach den Untersuchungen der Speiballen, der Mageninhalte und des Kotes steht fest, daß die Wasseramsel die Hartteile der Nahrung sowohl zerkleinert im Kot als auch weniger zerlegt in Speiballen ausscheidet. Vielleicht werden relativ dünne Außenskelette und geringe Mengen solcher Hartteile mit dem Kot den Körper verlassen, stärker sklerotisierte Hautpanzer und höhere Anteile an unverdaulichen Bestandteilen in der Nahrung aber als Speiballen ausgestoßen.

6. Nahrungsuntersuchungen mittels der Halsringmethode

a) *Die Anwendung dieser Methode*

Die erstmals von Kluijver bei Staren angewandte Halsringmethode ist auch bei anderen Vogelarten zur Feststellung der Nestlingsnahrung verwendet worden.

Bisher wurden Halsring-Untersuchungen an *Cinclus* nur von Klaas und König, und zwar mit wenigen Nestlingen durchgeführt. C. Klaas (briefl., 1967) hat als erster am 4. 5. 1947 an einem Nest, aber ohne Erfolg, Aluminiumringe verwendet (Weilbach/Taunus).

Die erste Reihenuntersuchung hat C. König im Frühjahr 1962 an 23 Nestlingen in 5 Nestern (mittlerer Schwarzwald und Schwäbische Alb) durchgeführt. Die wichtigsten Ergebnisse hat er mir zur Auswertung zur Verfügung gestellt. König verwendete Ringe aus Klingeldraht mit Plastiküberzug, ca. 1 mm dick und ca. 5—6 cm lang. Er legte die Ringe meist vormittags und maximal 2 Stunden am Tag um. Bei etwa 15 % der Versuchstiere fand er kein Futter vor, was er auf zu locker sitzende Ringe zurückführte.

Die Halsring-Methode habe ich in der Brutzeit 1967 (Vorversuch an einem Nest 1966) angewandt, um die Zusammensetzung der Nestlingsnah-

rung festzustellen. Eine solche Untersuchung war bei *Cinclus* durch folgende Umstände schwieriger als bei anderen Vogelarten auszuführen:

Die Nester befanden sich weit voneinander entfernt in verschiedenen Gewässern an unterschiedlichen Niststellen. —

Eine entsprechende Ausrüstung (z. B. hohe Stiefel, Käscher u. a.) mußte ständig mitgeführt werden oder beschafft werden (z. B. Leiter), um an die über strömendem oder tiefem Wasser befindlichen Nester zu gelangen. —

Zur Durchführung der Halsring-Methode war es zunächst notwendig, in vielen Revieren Nistkästen anzubringen, weil die Nester zu locker in den natürlichen Niststellen saßen oder an zu ungünstigen Stellen errichtet worden waren. Schon zur Brutzeit 1967 hatten viele Brutpaare die Kästen bezogen, sodaß die Methode angewandt werden konnte. —

Die Untersuchungen an den Nestlingen mußten, um die Brut nicht zu gefährden, so durchgeführt werden, daß Anwohner und Passanten (besonders Kinder und Jugendliche) nichts bemerkten. —

Ältere Nestlinge verlassen bei Störungen das Nest. Bei der Anwendung der Methode an zwei dafür günstigen Bruten habe ich einen Käscher unter den Kasten angebracht und die springenden Jungvögel mehrfach aufgefangen, bis sie sich beruhigt hatten und im Nest blieben. —

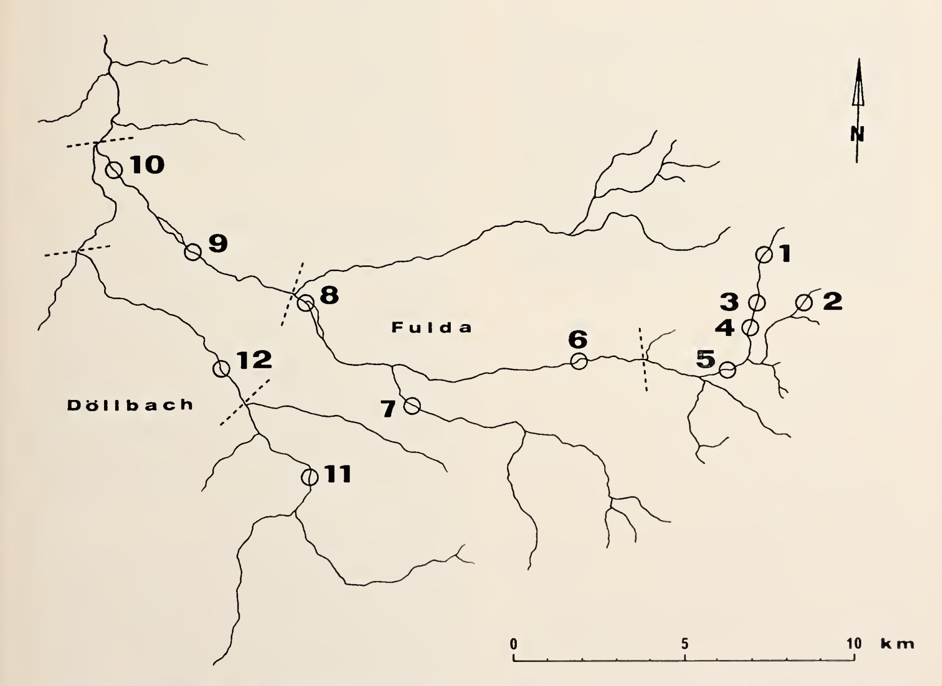


Abb. 21: Wasseramselreviere (1—12) in denen Halsring-Untersuchungen und Benthosanalysen zur Brutzeit 1967 durchgeführt wurden.
Die gestrichelten Linien sind die Grenzen der Gewässerregionen: 1—5 Reviere im Epirhithral; 6—8 und 11 = Reviere im Metarhithral; 9, 10 und 12 = Reviere im Hyporhithral.

Halsring-Untersuchungen an Nestlingen habe ich in 14 Brutrevieren vorgenommen. Wie die Abbildung 21 zeigt, liegen die dazu ausgewählten Reviere in verschiedenen Flußregionen:

Epirhithral	Fulda:	5 Brutreviere,	Nr. 1—5
Metarhithral	Fulda:	3 Brutreviere,	Nr. 6—8
Hyporhithral	Fulda:	2 Brutreviere,	Nr. 9—10
Metarhithral	Döllbach:	1 Brutrevier,	Nr. 11
Hyporhithral	Döllbach:	1 Brutrevier,	Nr. 12

Außerdem konnten an einem Nest im Epirhithral des Elsbaches (Hochrhön) = Nr. 13 und an einem weiteren Nest im Hyporhithral der Haune = Nr. 14 weitere Halsringproben zum Vergleich gesammelt werden.

Die Halsringe habe ich aus dünnem Elektrokabel (mit buntem Plastiküberzug) von 2 mm Durchmesser hergestellt. Die verwendeten Kabelstückchen waren bei







Abb. 22: Nestlinge mit umgelegten Halsringen und durch aufgenommene Nahrung verdicktem Hals.

Oben = 2 Tage alt, Fulda (Altenfeld) 31. 5. 1967.

Mitten und unten = 5 Tage alt, Feldbach 8. 5. 1967.

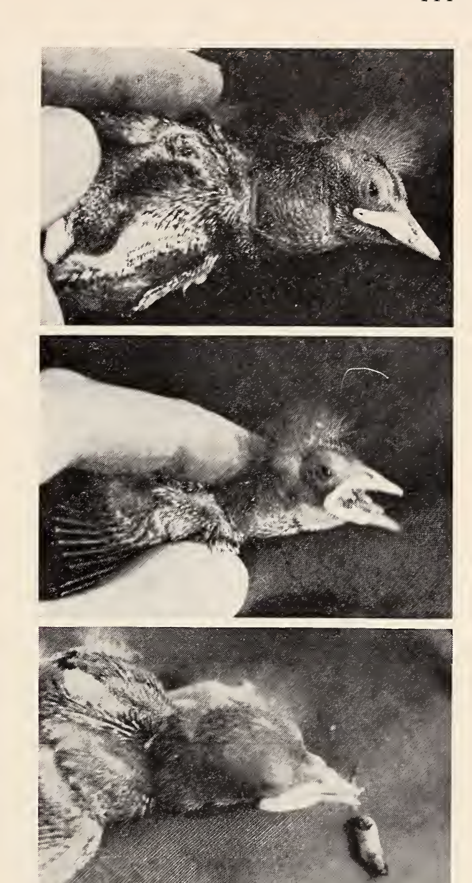


Abb. 23: 10 Tage alter Nestling mit Halsring. Durch Massieren des Halses und der Kehle in Richtung zum Schnabel würgt er die aufgenommene Nahrung aus, Haune (Werthes-Mühle 15. 4. 1967).

kleinen Nestlingen etwa 4,5 und bei älteren 5—6 cm lang. Sie wurden zunächst fest um ein entsprechend dickes Aststück gebogen und erhielten so eine gleichmäßige Rundung. Zur Verwendung wurden die Ringe durch Umbiegen der freien Kabelenden geöffnet, dem Nestling um den Hals gelegt und so weit als möglich wieder geschlossen. Die freien Enden lagen im Nacken dicht nebeneinander (Abb. 22).

Die Entnahme des Futters erfolgte durch Massieren des Halses in Richtung zum Schnabel, wobei der Vogel fast alle aufgenommenen Beutetiere auswürgte (Abb. 23). Mit der Pinzette entnahm ich aus Rachen und Mundhöhle zurückgehaltene Stücke. Meistens hingen die Nahrungstiere als eingespeichelter Ballen zusammen (Halsringprobe). Darauf wurde der Drahtring entfernt und der Nestling wieder ins Nest zurückgebracht.

Die entnommene Nahrung wurde in bereitgestellte Fläschchen (70 % Alkohol) gegeben und diese gekennzeichnet. Die Bestimmung der Beutetiere erfolgte in der Limnologischen Flußstation in Schlitz. Die meisten Organismen waren noch gut erhalten und konnten mit Unterstützung der Entomologen bis zur Art bestimmt werden. Durch Beschädigung beim Fang und die Behandlung durch den Altvogel war bei manchen Beutetieren eine einwandfreie Bestimmung nicht mehr möglich (Abb. 24—27, 31—34).



Abb. 24: Halsringprobe 4. 6. 1967 Fulda (Löschenrod).
13 *Baetis* spec. Imagines ♂ und ♀, 10 *Baetis* spec. Larven, 9 Leptophlebiidae Imagines, 1 *Dinocras cephalotes* Imago, 1 Diptera-Imago, 1 *Rhithrogena semicolorata* Imago.



Abb. 25: Halsringprobe 4. 6. 1967 Döllbach (Rothemann).
4 Limnophilidae Larven (ohne Köcher).

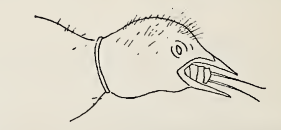




Abb. 26: *Gammarus* spec. aus Halsringproben und Benthosanalaysen. Unten rechts *Gammanus roeseli*. Skala in Millimetern.



Abb. 27: Diese Larve von *Dinocras cephalotes* war das größte in den Halsringproben gefundene Beutetier. Seine Länge — einschließlich der aus dem Schnabel des 10 Tage alten Nestlings ragenden Cerci — betrug 43 mm, Fulda (Eichenzell) 13. 5. 1967.

Insgesamt habe ich 247 mal Nestlingen einen Halsring umgelegt (1966 = 7 Nestlinge, Vorversuch; 1967 = 240 Nestlinge, darunter verschiedene Bruten mehrfach). Trotz größter Vorsicht starben bei der Untersuchung 2 Nestjunge, wobei es sich offenbar um ein krankes (Nesthäkchen) und ein verletztes Tier handelte.

Die Halsring-Untersuchungen wurden zu verschiedenen Tageszeiten durchgeführt, die meisten zwischen 9—13 und 15—19 Uhr. In der Regel habe ich die Halsringe zwei Stunden belassen. Um die Jungvögel nicht übermäßig zu beeinträchtigen, legte ich bei derselben Brut pro Tag nur einmal Halsringe an. Bei den 247 Einzeluntersuchungen an Nestlingen konnten bei 128 Futter entnommen werden. Im Gegensatz zu ähnlichen Untersuchungen bei anderen Vogelarten, bei denen man die Halsringe nur bestimmten Altersgruppen von Nestlingen angelegt hatte, habe ich versucht, möglichst von allen Altersstufen Halsringproben zu erhalten.

Die Gründe dafür, daß bei 119 Nestlingen kein Futter festgestellt wurde, waren verschiedener Art:

Die Ringe waren nicht fest genug umgelegt worden oder hatten sich gelockert. Die Nahrung war verschluckt worden.

Die Altvögel hatten nicht gefüttert, weil die Nestinge nicht richtig sperrten (infolge Sättigung bzw. zu festes Anliegen der Ringe am Hals) oder weil sie wegen der Menschen, die sich in Nestnähe aufhielten (Angler, Spaziergänger) kein Futter überbringen konnten.

Die Nestlinge waren zu jung oder zu alt. Bei sehr kleinen Nestvögeln konnte die winzige Nahrung durchrutschen. Bei zu alten wurde das überbrachte Futter nicht mehr im Rachen festgehalten, sondern infolge der intensiveren Bewegungsaktivität und durch das Bettelrufen ausgespien, es fiel ins Wasser oder in das Nest. Auch lockerten sich in wenigen Fällen bei älteren Nestlingen die Ringe infolge der Bewegungen, der nun stärkeren Muskulatur und Befiederung des Halses. Das Futter wurde verschuckt.

b) *Untersuchungsergebnisse*

(1) Überblick der Beutetiergruppen

In den 128 gesammelten Futterballen konnten 950 Beutetiere festgestellt werden (Tab. 21). Eine Bestimmung der systematischen Zugehörigkeit war bei 897 Exemplaren möglich. Viele Tiere waren noch so gut erhalten, daß die Bestimmung bis zur Art gelang.

Die Ephemeropteren bildeten den Hauptteil der Nestlingsnahrung. Auffallend war der geringe Anteil der Gammariden (Abb. 26) und Coleopteren — im Gegensatz zu den Befunden bei Speiballen und Magenanalysen. Daß die Wasseramseln nicht nur Wassertiere erbeuteten, zeigt z. B. die Gruppe der 14 Blattflöhe (*Psylla* spec., Rhynchota).

Die genauen Beutetierlisten werden später besprochen.

Tabelle 21: Die durch Halsring-Untersuchungen nachgewiesenen Beutetiere

Isopoda	1 Beutetiere
Amphipoda	4 Beutetiere
Araneae	1 Beutetiere
Ephemeroptera	603 Beutetiere
Plecoptera	57 Beutetiere
Rhynchota	14 Beutetiere
Hymenoptera	1 Beutetiere
Coleoptera	2 Beutetiere
Planipennia	4 Beutetiere
Trichoptera	104 Beutetiere
Diptera	101 Beutetiere
Gastropoda	4 Beutetiere
Teleostei	1 Beutetiere
Bestimmt insgesamt	897 Beutetiere
Unbestimmbar waren	53 Beutetiere
In allen Halsringproben befanden sich insgesamt	950 Beutetiere

(2) Die Beutetierarten in Beziehung zum Alter der Nestlinge

Abbildung 28 zeigt, daß die Ephemeropteren in den ersten Lebenstagen die fast ausschließliche Nahrung waren und später weniger verfüttert wurden. Auch kleine Dipteren (Imagines meist) wurden am 1. und 2. Tage gebracht, in den nächsten Tagen mehr. Trichopteren (freilebende Larven und Köcherlarven) verfütterten die Altvögel erst vom 3.—6. Tage an, später in größerem Anteil an 7—13 Tage alte und ältere Nestlinge. Die Abbildung macht deutlich, wie die am 1. und 2. Tage recht gleichartige Nahrung (nur 2 Gruppen vertreten) bis zum 7.—13. Tage verschiedenartiger wurde (6 systematische Gruppen vertreten).

(3) Größe und Gewicht der Beutetiere in Beziehung zum Alter der Nestlinge

Die durchschnittliche Länge der Beutetiere änderte sich mit zunehmendem Alter der Jungen. Bei den 1—2 Tage alten fand ich sehr kleine und zarte Insekten (meist Imagines) von 2—7 mm Länge. Bei 4—7 Tage alten konnte ich bis 10 mm und bei 7—10 Tagen alten und älteren Nestlingen bis 22 mm lange Beutetiere, besonders Trichopterenlarven aus Röhrenköchern (Abb. 25) feststellen. Ein Nestling hatte eine 29 mm (ohne Cerci) lange dicke *Dinocras*-Larve (Abb. 27) in Rachen und Mundhöhle, als ich zum Nest zurückkam.

Insgesamt habe ich 100 Halsringproben gewogen. Zum Wiegen wurden die in Fläschchen mit 70 % alkoholischer Lösung aufbewahrten Beutetiere jeder Probe zunächst so lange auf Filterpapier von Stelle zu Stelle verlagert, bis das Papier unter den Tierchen nicht mehr feucht wurde.

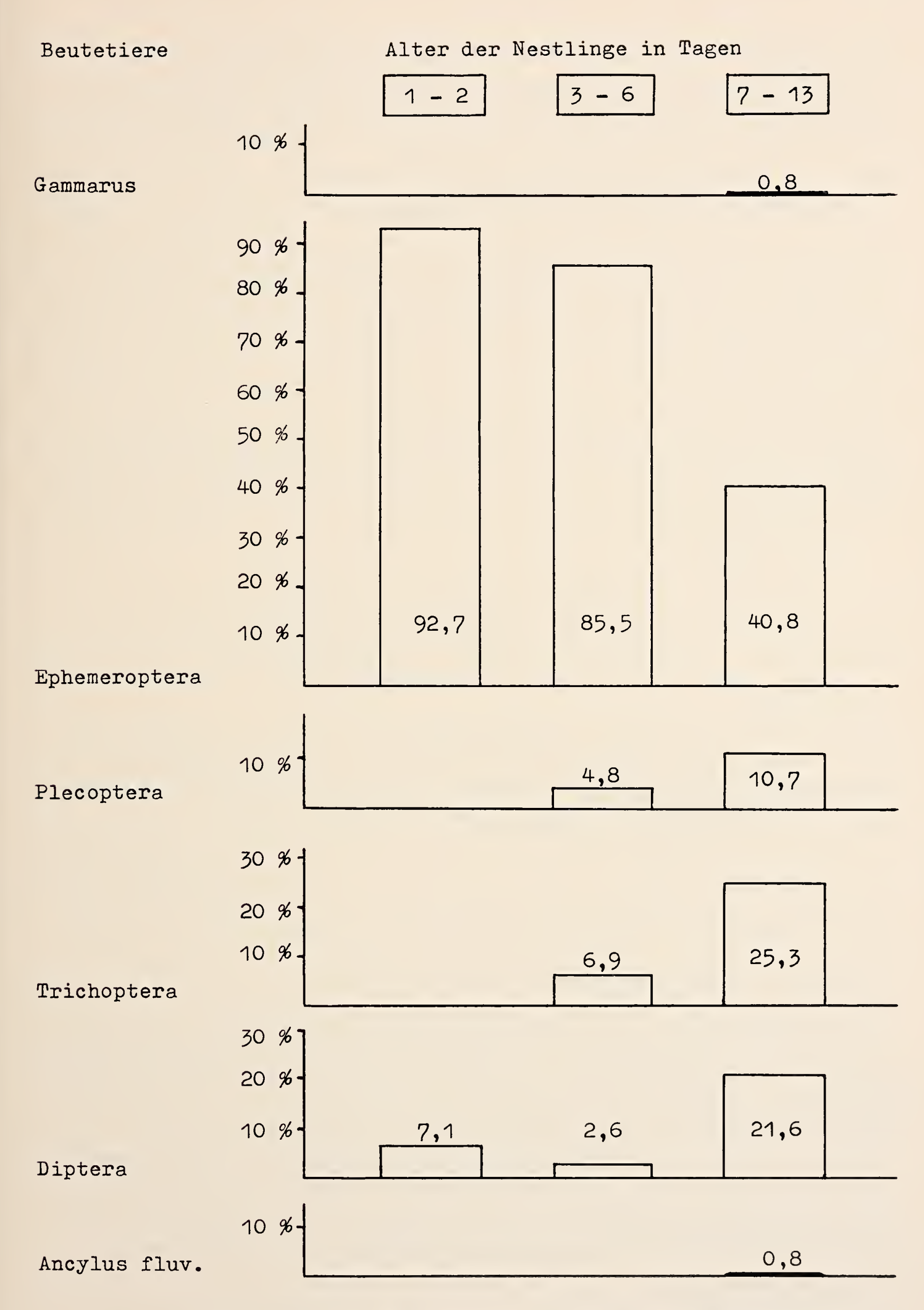


Abb. 28: Die Zusammensetzung der Nahrung nestjunger Wasseramseln in Abhängigkeit von deren Alter (Halsring-Untersuchungen).

Das Gewicht der Halsringproben nahm von durchschnittlich 0,01 g am 1. Tage gleichmäßig zu bis 0,55 g am 14. Tage (Ende der Halsring-Untersuchungen). Daß die übergebene Futtermenge auch manchmal sehr groß sein konnte, zeigt eine Halsringprobe von 1 g am 10. Lebenstag eines Nestlings an.

Auch die Zahl der Beutetiere in den Halsringproben änderte sich im Laufe der Nestlingszeit. In den ersten Tagen fand ich nur wenige kleine Tierchen, nach einigen Tagen (z. B. 5. Lebenstag) bis 20 Exemplare kleiner Beutetiere im Rachen als Ballen eingespeichelt. Später bei 7—10 Tage alten konnte ich meistens nur 1 oder wenige große Beutetiere entnehmen, z. B. große dicke Trichopterenlarven.

(4) Sonstige Bestandteile in den Halsringproben

Außer den Beutetieren fand ich in einzelnen Proben noch andere Bestandteile:

1 Kieselsteinchen,
2 Moosstengelchen,
1 Wurzelfaser 10 mm lang,
1 Längsstreifen von faulenden Gramineenblättern 6 cm lang, 1 mm breit,
1 weiterer solcher Streifen 4 cm lang in einer anderen Probe,
4 kleine Samen (Umbelliferen?) in verschiedenen Proben,
1 Fichtennadel

Bei diesen Bestandteilen der Nahrung dürfte es sich um beiläufig und zufällig aufgenommenes Material handeln, wie es auch schon bei Speiballen und Magenanalysen festgestellt wurde.

7. Vergleich der Ergebnisse der Halsring-Untersuchungen mit Benthosanalysen

a) *Allgemeine Anmerkungen*

Die Untersuchungen der Nahrung der Vögel bedürfen einer gleichzeitigen Analyse des Nahrungsangebotes. „Erst auf Grund von quantitativen Untersuchungen über den Tierbestand des Nahrungsraumes, die mit Nahrungsstudien kombiniert werden, können wir die Nahrungsauswahl der Vögel kennenlernen und ihre Wirkungen auf die Biozönose — beurteilen —" (Palmgren, 1938). Die folgende nahrungsökologische Untersuchung an *Cinclus* vergleicht die nach der Halsring-Methode ermittelte Nestlingsnahrung mit dem tatsächlich im Gewässer vorhandenen Nahrungsangebot.

b) *Benthosanalysen*

Das bevorzugte Jagdgebiet von *Cinclus* ist das Benthal mit seiner Stratozönose, dem Benthos. Die quantitative Erfassung der Tierwelt des Benthals

ist aufgrund der dargelegten Eigenarten dieses Fließgewässerstratotops sehr schwierig. Hier soll nur auf die vielen und unterschiedlichen Choriotope und den Einfluß der Strömung hingewiesen werden. Es gibt bisher keine voll befriedigende quantitative Methode in der biologischen Fließwasserforschung. „Diese Unzulänglichkeit der Methoden ist ein notwendiges Übel, über das man sich nicht hinwegtäuschen darf" (Schwoerbel, 1966).

Die quantitative Analyse des Benthos in den Wasseramselrevieren habe ich nach der anerkannten Methode von Schräder (1932) ausgeführt: Bei jeder quantitativen Aufnahme wurden 30 Steine mit Benutzung eines feinmaschigen Käschers aus der Gewässerstelle entnommen, alle anhaftenden Organismen in einen mit Wasser gefüllten Eimer gebürstet, Länge und Breite der Steine gemessen und multipliziert (größte Projektion der Steine) und die Tiere im Labor bestimmt. Auf die größte Projektion jedes Steines wurde die Gesamtzahl der darauf angetroffenen Tiere berechnet und die so gefundene Besiedlungsdichte auf eine Einheitsfläche umgerechnet. Hatte zum Beispiel ein Stein die Maße 17 x 13 x 5 (Länge x Breite x Höhe), so war die größte Projektion 17 x 13 cm = 221 cm^2. Betrug die festgestellte Anzahl der Tiere auf diesem Stein 230, dann war die Besiedlungsdichte pro m^2 =

$$\frac{230 \times 10\,000}{221} = 10\,408 \text{ Organismen}$$

Die Steine waren sehr unterschiedlich besiedelt. Deshalb habe ich die mittlere Besiedlung mehrerer Steine berechnet.

Die eigenen quantitativen Benthosanalysen wurden zur Fütterungszeit der Bruten gleichzeitig mit den Halsring-Untersuchungen ausgeführt, und zwar an Stellen der Reviere, die als Nahrungsplätze der Altvögel durch Beobachtung ermittelt worden waren. In den 5 Flußregionen (Abb. 21) konnte ich 35 Benthosanalysen zur Fütterungszeit ausführen. Sie erhielten die Bezeichnung BA 2.

Weiterhin habe ich die von Illies (1953) veröffentlichten Abundanzzahlen für verschiedene Ordnungen von Benthosorganismen der Fulda verwendet. Diese Benthosanalysen werden mit BA 1 bezeichnet. Es ist zu berücksichtigen, daß diese Abundanzwerte durch Ermittlung von Benthosproben aus verschiedenen Jahreszeiten gewonnen wurden (Jahresmittel) und nicht wie die BA 2 nur zur Fütterungszeit der Nestlinge. Auch ist zu beachten, daß die BA 1 schon vor etwa 15 Jahren durchgeführt wurden. Gerade in diesen Jahren hat aber der Fuldafluß durch Baumaßnahmen und Abwasserbelastung Veränderungen seiner Biozönosen erfahren.

In den folgenden Ausführungen sollen die Ergebnisse der Halsring-Untersuchungen (HR) und der beiden Benthosanalysen (BA 1 und BA 2) aus den Revieren mit den Niststellen 1—10, d. h. die in der Fulda flußabwärts aufeinander folgenden Reviere (Abb. 21), ausführlich erörtert werden. Die entsprechenden Untersuchungen in den anderen Revieren 11—14 werden nur gelegentlich zum Vergleich angeführt.

Tabelle 22: Anteile der Organismengruppen in Halsring-Untersuchungen und Benthosanalysen (in Prozenten). Auswertung von 950 Beutetieren in 128 Halsringproben und 13 807 Tieren in Benthosanalysen

Untersuchungs- stellen in den 5 Flußregionen	Epirhithral Fulda:1		Epirhithral Feldbach: 2		Epirhithral Fulda: 3—5		Metarhithral Fulda: 6—8		Hyporhithral Fulda: 9—10	
Untersuchungen	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR
Planaria	87	.	3		81		0,5		0,1	
Tubifex									0,6	
Hirudinea							1		2	
Isopoda		0,5								
Amphipoda	2	1	0,1		0,4	0,3	1		3	1
Hydracarina							0,2			
Ephemeroptera	1	33	24	72	8	69	19	93	14	77
Plecoptera	1	12	17	10	5	7	10	1	1	1
Rhynchota		1								7
Formicidae		0,5								
Coleoptera	0,2	0,5	1				1		1	
Planipennia		2								
Trichoptera	1	23	22	18	2	10	50	2	38	8
Diptera	7	26	32		3	12	8	3	30	5
Pulmonata	0,2		0,1		0,2	1	9		10	
Teleostei										0,5
	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %

c) *Vergleich*

(1) Nahrungsangebot und entnommene Nahrung in den 10 Untersuchungsstellen (Revieren) der Fulda

Tabelle 22 zeigt im Überblick die prozentualen Anteile aller Organismengruppen des Benthos und der verfütterten Nahrung. Innerhalb der Flußregionen wurden die Ergebnisse zusammengefaßt (= 3—5, 6—8 und 9—10; vergleiche Abb. 21 und 30).

Epirhithral Fulda = Untersuchungstelle 1 (Revier oberhalb Obernhausen): Die in den BA2 dominierenden Planarien waren in den HR nicht vertreten. Andererseits kamen die am häufigsten verfütterten Ephemeropteren, Dipteren, Trichopteren und Plecopteren nur in sehr geringem Anteil im Benthos vor.

Epirhithral Feldbach = Untersuchungstelle 2 (Revier oberer Waldbezirk „Kaskadenschlucht"): Im Gegensatz zum gleichhoch gelegenen und vorher besprochenen Revier hatte dieser Waldbach sehr wenig Planarien und mehr Dipteren, Ephemeropteren und Trichopteren aufzuweisen. Die Ephemeropteren befanden sich hier in höherem Anteil in den HR als bei Nr. 1 (besonders Imaginalstadien).

Epirhithral = Untersuchungsstellen 3—5 (drei Reviere oberhalb Gersfeld): Ähnlich wie bei Nr. 1 beherrschten die Planarien die BA 2, fehlten aber völlig in HR. Auch hier bestanden die HR vorwiegend aus Ephemeropteren, sogar in doppelt so hohem Anteil als bei Nr. 1, nur halb so häufig aber waren Dipteren, Trichopteren und Plecopteren vertreten.

Metarhithral = Untersuchungsstellen 6—8 (drei Reviere zwischen Maiersbach- und Lüttermündung): Die Artenliste der Benthosorganismen war hier reichhaltiger, der Anteil der Ephemeropteren im Futter erreichte über 90 %! Die drei anderen Hauptnahrungstiere (Dipteren, Trichopteren und Plecopteren) hatten nur sehr geringe Prozentwerte.

Hyporhithral = Untersuchungsstellen 9 und 10 (zwei Reviere zwischen Lütter- und Fliedemündung): Die Ephemeropteren dominierten in der Nestlingsnahrung. Die Trichopteren und Dipteren waren häufig vertreten.

Zusammenfassend wird festgestellt, daß in allen Revieren deutliche Unterschiede zwischen Benthosbesiedlung und verfütterter Nahrung bestanden. Ephemeropteren, Dipteren, Trichopteren und Plecopteren waren Hauptnahrungstiere. Die Ephemeropteren machten stets den größten Teil des Futters aus, obwohl sie in den BA2 viel geringeren Anteil hatten.

In den BA2 traten öfter oder regelmäßig, aber nur in sehr geringem Anteil Amphipoden *(Gammarus)*, Coleopteren und *Ancylus fluviatilis* auf. In den HR waren alle noch seltener vertreten — im Gegensatz zu Speiballen- und Magenuntersuchungen. Einige Tiere verschiedener Organismengruppen wurden zufällig von den Altvögeln erbeutet: Rhynchota (Aphididae, Röhrenläuse = 2 *Hyalopterus*, im Sommer an Schilf, in HR Nr. 1 und Psyllidae, Blattflöhe = 14 *Psylla*, in Ufervegetation, in HR Nr. 10), eine Ameise

(Formicidae), zwei Netzflügler (Planipennia), eine Wassermilbe (Hydracarina) und eine kleine Koppe (Teleostei: *Cottus gobio).*

In den Halsringproben aus den beiden untersuchten Döllbachrevieren (Untersuchungsstellen Nr. 11 und 12) konnten ebenfalls einige vom Vogel erbeutete Einzelstücke aus ungewöhnlichen Tiergruppen gefunden werden: Lycosidae gen. spec., Wolfspinne, 1 Exemplar, im Uferbereich lebende Jagdspinne; *Ligidium hyponorum,* Landassel, 1 Exemplar, am Ufer lebend; *Potamopyrgus jenkinsi,* häufige Schneckenart in Gewässern, 1 Exemplar.

(2) Die Anteile der Gattungen und Arten der Hauptnahrungstiere in den Halsringproben und Benthosanalysen aller Flußregionen

Die in HR und BA nachgewiesenen Organismengruppen umfassen Gattungen und Arten mit verschiedenem Bau, verschiedener Lebensweise, Aufenthaltsort und Verhalten. Erst der Vergleich der Abundanzwerte der Gattungen und Arten mit den HR-Anteilen ermöglicht eine Beurteilung der Jagdweise, des Fanges, Fangerfolges und der Nahrungsauslese der Altvögel.

Die wichtigsten Nahrungstiergruppen:

(a) Ephemeroptera

Diese im Futter der Nestlinge am häufigsten vorkommende Beutetierordnung trat mit 14 Untereinheiten in den Halsringproben auf. Die prozentualen Anteile sind in Tabelle 23 zusammengefaßt.

Erklärungen zu Tab. 23:

Epirhithral Fulda (1,3—5):

Habroleptoides modesta war in BA 1 die bei weitem häufigste Art, kam aber nur sehr gering in BA 2 vor und fehlte in HR. — In allen Revieren bestanden in den BA 2 und HR ähnliche Anteile der Arten. *Rhithrogena* und *Baetis* waren in BA 2 und HR die häufigsten Organismen, und zwar herrschte in BA 2 *Rithrogena* vor und *Baetis* folgte, in HR war es umgekehrt.

Epirhithral Feldbach (2):

Nur 5 Ephemeropterenformen kamen vor (in Revier 1 aber 7). Der kleine Feldbach fließt durch eine Waldschlucht. *Baetis* war sowohl in HR als auch in BA 2 die häufigste Ephemeroptere. Zweite und dritte Stelle nahmen *Rhithrogena* und *Epeorus* ein.

Metarhithral (6—8):

Baetis hatte den weitaus vorherrschenden Anteil, besonders in HR. *Rhithrogena* bzw. *Ephemerella ignita* folgten. Eigenartigerweise fehlte diese letztere Art völlig im Futter der Nestlinge.

Hyporhithral (9—10):

Im Meta- und Hyporhithral wurden bei BA 1 = 9 verschiedene Ephemeropterenformen festgestellt (Revier 1 nur 7). In BA 1 hatte *Oligoneuriella rhenana* den

Tabelle 23: Die relative Abundanz (Dominanz) der Ephemeropteren in den Benthosanalysen und die prozentualen Anteile der Ephemeropterengruppen in den Halsringproben.

BA 1 = Benthosanalysen-Jahresmittel nach Illies 1953; BA 2 = Benthosanalysen-Mittelwert zur Fütterungszeit von Cinclus; HR = Halsringproben.

Ephemeropteren-gruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda														
	Epirhithral Fulda: 1			Epirhithral Feldbach: 2		Epirhithral Fulda: 3—5			Metarhithral Fulda: 6—8			Hyporhithral Fulda: 9—10		
	BA 1	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR
Ephemeroptera			8,8		8,8			4,7						1,3
Ephemera danica						<2,0			<2,0			<2,0		2,6
Oligoneuriella rhenana												40,0	2,4	2,0
Ecdyonuridae			1,5		15,5			5,2			0,6			2,0
Epeorus sylvicola	18,2	8,4	8,8	20,2	11,1	18,8	6,5	2,6	9,8	1,0	6,5	<2,0		1,3
Rhithrogena spec.	13,8	52,1	25,0	35,3	11,1	15,0	53,9	16,8	19,4	1,0	16,4	5,3	2,4	2,6
Ecdyonurus spec.	2,6	2,6		1,1		2,3	5,1	1,5	3,1	13,1	2,6	5,1	6,5	3,9
Siphlonurus spec.											0,6			
Baetis spec.	12,3	31,9	44,0	43,0	51,5	22,7	32,5	68,4	36,2	65,6	72,3	17,1	21,8	71,4
Leptophlebiidae			5,8											10,8
Habroleptoides modesta	48,5	4,2			2,2	36,9			9,8			<2,0		
Ephemerella ignita	<2,0					<2,0	0,9		3,1	19,1		25,1	66,4	
Ephemerella krieghoffi	2,6	0,8	5,8	0,5		4,5	0,9	0,5	16,2		0,6			
Ephemerella major									<2,0			<2,0	0,7	1,3
Anzahl	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
		119	68	178	45		215	191		99	152		128	147

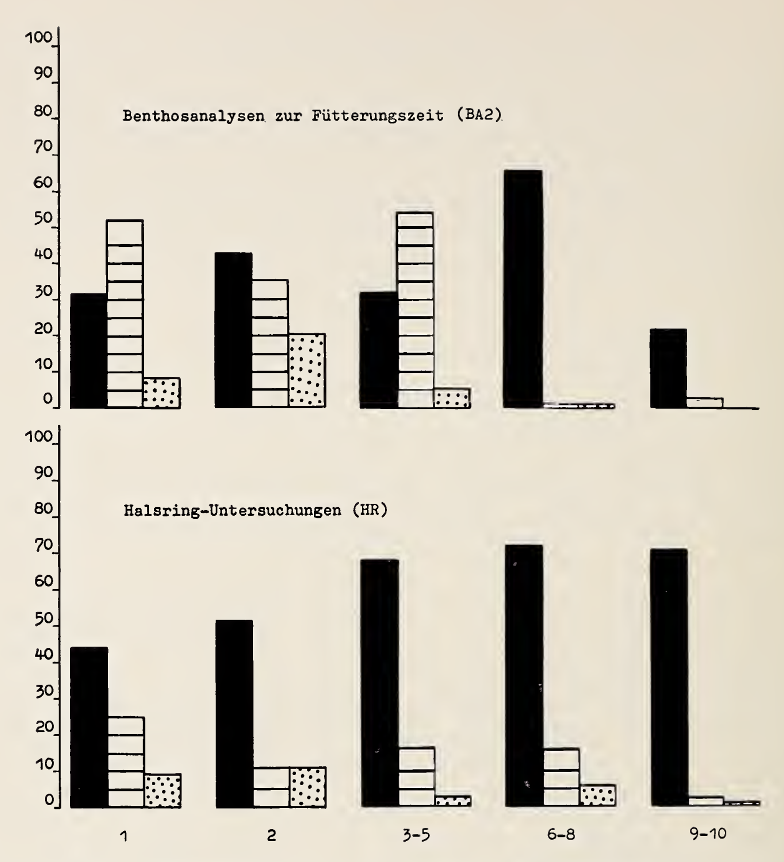


Abb. 29: Relative Abundanz der häufigsten Ephemeropteren in den Benthosanalysen zur Fütterungszeit (obere Reihe) und den Halsringproben (untere Reihe).

Schwarze Stapel = Baetis spec.

Schraffierte Stapel = *Rhitrogena semicolorata*

Punktierte Stapel = *Epeorus sylvicola*

1—10 = Untersuchungsstellen im Rhithral der Fulda

Hauptanteil, in größerem Abstand kamen *Ephemerella* und *Baetis*. Zur Zeit der Fütterungen ermittelte ich als dominierende Benthosform *Ephemerella ignita*. Trotz der hohen relativen Abundanz von 66,4 % im Benthos (BA 2) war diese Art im Futter nicht nachzuweisen, wie auch in 6—8. *Baetis* dominierte im Hyporhithral nur in HR aber mit sehr hohem Anteil wie im Metarhithral. Drei Formen bildeten fast überall die Hauptmenge der Ephemeropteren: *Baetis* spec., *Rhithrogena* spec. und *Epeorus sylvicola*. Vergleicht man die Abundanz zur Fütterungszeit (BA 2) und die HR-Werte, so ergibt sich folgendes Bild (Abb. 29): *Baetis* dominierte sehr auffallend in allen HR, vom Ober- zum Unterlauf mit zunehmendem Anteil. In den Benthosanalysen (BA 2) hatte sie den größten oder zweitgrößten Anteil.

Diskussion

Wie ist es zu erklären, daß trotz geringerem Anteil im Benthos (BA 2) die Ephemeropteren in den HR eine so hohe Dominanz haben (Tab. 22)?

Insgesamt befanden sich in den Halsringproben von dieser Ordnung etwa gleiche Mengen an Larven wie Imagines. Letztere konnten aber bei den Benthosanalysen nicht festgestellt werden. Die Wasseramseln erbeuten offensichtlich sehr gerne diese zartleibigen Fluginsekten, die am Ufer, auf Uferpflanzen und auf aus dem Wasser ragenden Steinen leicht zu fassen sind. Die Ephemeropterenimagines sind zum Teil schlechte Flieger, ihr Flatterflug wechselt mit schwebendem Gleitflug. *Cinclus* kann sie bei der Warteflugjagd schnell ergreifen. Ticehurst (1938) beobachtete verschiedene Vogelarten (*Cinclus* fehlt) beim Fang der Eintagsfliegen-Imagines. „Mit einer solchen Gier werden diese, wenn sie zur Schwärmzeit reichlich vorkommen, verzehrt, daß die anderen Nahrungsstellen für diese Zeit vernachlässigt werden." Ein wichtiger Faktor des hohen Nahrungsanteiles der Eintagsfliegen im Futter ist das Subimaginal-Stadium. Keine andere Insektenordnung hat diese Phase der Metamorphose, die wenige Minuten bis 3 Tage je nach Art lebt. Die Nymphen (letztes Larvenstadium) halten sich dicht unter der Wasseroberfläche (sind jetzt positiv phototaktisch) und kriechen aus dem Wasser. Aus ihnen schlüpft die geflügelte und flugfähige Subimago, die ein Versteck aufsucht und sich schließlich zur Imago häutet. Daß diese Subimagines besonders leicht der nahrungssuchenden Wasseramsel zum Opfer fielen, zeigt Abbildung 13. Der prozentuale Anteil der Ephemeropteren-Larven an der Nestlingsnahrung war relativ hoch (etwa die Hälfte der angegebenen HR-Werte). Diese Larven müssen demnach für die jagende Wasseramsel leicht zu erfassen sein und wahrscheinlich auch direkt von ihr gesucht werden.

Warum hat die Gattung *Baetis* einen so hohen Anteil im Futter der Nestlinge?

Die hohe Dominanz der Gattung in HR (Abb. 24) war zunächst dadurch bedingt, daß sie auch im Benthos (BA 2) häufig vorkam, in 2 Regionen sogar als häufigste Gattung. Wie Tabelle 24 angibt, konnten 307 Larven und 285 Imagines von *Baetis* in den Halsringproben von Fulda und Döllbach nachgewiesen werden. Der hohe Anteil der Ephemeropteren in der Nestlingsnahrung ist demnach zu einem großen Teil durch den Fang der Imagines zu erklären, die *Cinclus* offenbar gerne verzehrt. Die Tatsache, daß viel mehr weibliche Imagines als männliche von den fütternden Vögeln gefangen wurden (Tab. 24), läßt sich folgendermaßen erklären:

Tabelle 24: Anzahl der Ephemeropteren der Gattung *Baetis* in den Halsringproben der Wasseramselreviere der Fulda (1—10) und des Döllbaches (11, 12)

Untersuchte Reviere 1—12	Imagines				Larven
	Geschlecht nicht feststellbar	Männchen	Weibchen	Imagines insgesamt	
1	1	3	10	14	19
2	3	—	—	3	20
3— 5	20	20	55	95	36
6— 8	3	10	14	27	83
9—10	10	14	33	57	48
11	10	6	6	22	50
12	6	21	40	67	51
alle von Fulda und Döllbach zusammen	53	74	158	285	307

Die Weibchen haben, solange ihr Körper noch mit der Eimasse belastet ist, einen viel schwerfälligeren Flug als die Männchen (Ulmer, 1924).

Nach Wesenberg-Lund (1943) fliegen die Weibchen über dem Wasser, kriechen zur Eiablage in das Wasser und legen die Eier an Steine ab. Sie tauchen wieder völlig trocken aus dem Gewässer und sterben bald darauf. Die Männchen haben bessere Lichtsinnesorgane als die Weibchen (geteilte Augen: je Turbanauge und kleineres Auge). Als typische Dunkelaugen ermöglichen sie den Männchen die Wahrnehmung der Weibchen. Sie dienen aber auch dem rechtzeitigen Erkennen der Bewegungen eines herannahenden Feindes. Für diese Annahme spricht die Erfahrung, daß die Arten mit Turbanaugen schwerer zu fangen sind als andere (Gleiß, 1954). Außerdem sind die Weibchen meist größer als die Männchen.

Die im Epirhithral gelegenen Reviere 1—5 (Fulda) und das im Metarhithral gelegene oberste Revier im Döllbach 11 enthielten in der Nestlingsnahrung mehr Larven als Imagines von *Baetis*. In allen anderen untersuchten Revieren dominierten aber die Imagines (Abb. 30). Die Ursache dieser Erscheinung waren vermutlich die verschiedenen Flugzeiten der Baetiden und die relativ lange Schlupfzeit der einzelnen Arten, die im Unterlauf eher einsetzten als im Oberlauf (retardierte Schlupfzeit n. Illies 1961). Da *Cinclus* die Imagines gerne erbeutet, entsprach die in den HR festzustellende Menge dem im Lebensraum gerade anzutreffenden Bestand an Imagines. Die Er-

nährung der Bruten in den Flußregionen war also nicht nur nach Beutetierarten verschieden, sondern auch nach den Metamorphosestadien der einzelnen Arten. Nach Abzug der Imagines verbleibt noch ein relativ hoher HR-Wert an *Baetis-Larven* (Tabelle 24). Auch ohne Imagines bilden diese Larven allein in den meisten Regionen die höchsten Prozentanteile in der Nahrung der Nestlinge. Eine Erklärung für die Dominanz an *Baetis*-Larven kann die Ökologie und Ethologie dieser Tiere geben (Tab. 25). Die Baetiden haben natante Larven. Sie halten sich häufig auf der Oberfläche und an Kanten der Steine und Pflanzen auf. Sie leben über oder in der Grenzschicht der Strömung. Ihre Fortbewegung besteht in einem raschen stoßweisen Schwimmen, meist gegen die Strömung. Der Hinterleib und die fiederartig behaarten Schwanzborsten werden dabei kräftig in vertikaler Richtung geschlagen. Ein einziger Schlag des Abdomens und der Schwanzfäden genügt, um den Körper schnell dahinschießen zu lassen (Schoenemund 1930). Wie verhalten sich diese Benthosorganismen, wenn die jagende Wasseramsel erscheint? Nach meinen Feststellungen sind die Baetislarven schreckhaft und schwimmen bei Erschütterungen sofort von ihrem Standort auf. Dadurch müssen sie aber der aufmerksamen Wasseramsel auffallen und werden sogleich erfaßt. Die relativ offene Lebensweise und die charakteristische Fortbewegung dürften ausreichen, die hohen Prozentanteile der Larven im Futter zu erklären.

Warum fehlen *Habroleptoides* und *Ephemerella* im Futter?

Habroleptoides modesta war nach BA 1 die häufigste Ephemeropterenart überhaupt im Jahresmittel des Epirhithrals der Fulda (Tab. 23). Zur Fütte-



Abb. 30: Prozentualer Anteil der Imagines (schwarze Stapel) und Larven (weiße Stapel) der Gattung *Baetis* (Ephemeroptera) in Halsringproben aus dem Rhithral der Fulda und des Döllbachs.

1—10 = Untersuchungsstellen im Rhithral der Fulda, 11 und 12 = des Döllbachs.

Tabelle 25: Anzahl der Ephemeropteren-Larven in den Halsringproben (HR) und den Benthosanalysen zur Fütterungszeit (BA2) geordnet nach Lebensformtypen

Lebensformtypen und Ephemeropterengruppen	Körper	Bewegungsweise	Choriotop, Habitat	Unt.-stel-len	Anzahl der Larven in	
					HR	BA2
Rheophile Larven (torrenticol)	Stark dorsoventral abgeplattet, blattförmige Kiemen, lange behaarte Cerci, aufliegend. Olig. rh. mit Saugnapf.	Laufen sehr behende, auch krappenartig seitwärts, dem Untergrund angeschmiegt. Selten schwimmend.	Besonders auf der Unterseite glatter Steine. Hoher O_2-Bedarf. Kalt-Stenotherm.			
Oligoneuriella rhenana				9—10	2	3
Epeorus sylvicola				1—10	30	62
Rhithrogena spec.				1—10	36	261
Ecdyonurus spec.				1—10	13	38
Torleya belgica				9—10	2	1
Natante Larven (rheophil-rheophob)	Fast zylindrisch, schlank, Beine dünn. Cerci lang, federförmig behaart.	Nur schwimmend. Stoßweises Schwimmen bes. durch Schlagen des Abdomens mit den Cerci.	An und zwischen Wasserpflanzen. Unter, an und zwischen Steinen			
Siphlonurus spec.				6— 8	1	—
Baetis spec.				1—10	310	572
Ambulante Larven (rheophil-rheophob)	Fast zylindrisch, kaum abgeplattet, behaart.	Langsames Kriechen, oft durch Schlammpartikel getarnt, selten schwimmend.	Auf und zwischen Wasserpflanzen. An und unter Steinen.			
Habroleptoides modesta				1—10	1	5
Ephemerella ignita				3—10	—	143
Ephemerella krieghoffi				1—10	5	4
Fossante Larven (rheophob)	Zylindrisch, Vorderbeine und Mundwerkzeuge zum Graben eingerichtet.	Kriechen meist in Gängen, sonst langsam laufend, sehr selten schwimmend.	In selbst gegrabenen Wohnröhren, in sandigen und schlammigen Buchten.			
Ephemera danica				1—10	—	—

rungszeit (BA 2) kam sie in 1 nur in geringer Zahl und in 3—5 nicht vor. Im Futter fehlte sie (außer in 2) überall. Die geringen BA 2-Werte weisen darauf hin, daß nur noch wenige bzw. keine Larven mehr im Benthos waren. Die Verwandlung der meisten Larven in das Imaginalstadium war abgeschlossen. Auch die Hauptflugzeit muß vorüber gewesen sein (die Imagines leben nach Schoenemund, 1930, nur 3—5 Tage), sonst wären diese Stadien im Futter vorgekommen.

Ephemerella ignita hatte im Meta- und Hyporhithral in BA 2 einen viel höheren Anteil als in BA 1. Die Tiere befanden sich kurz vor dem Schlüpfen. Die Nymphen (letztes Larvenstadium) traten zahlreich im Benthos auf. Warum fehlte die Art dann in der Nestlingsnahrung? *Ephemerella ignita* ist ein Vertreter der kriechenden Ephemeriden (ambulante Larven, Tab. 25), die sich in der Vegetation und unter Steinen aufhalten. Durch Algen und andere Wasserpflanzen, auch durch Schlamm getarnt und nur wenig schwimmend, werden die Tierchen offenbar selten von der Wasseramsel erbeutet. Der tauchende Vogel wird diese versteckt lebenden und getarnten Larven nicht wahrnehmen, zumal sie vermutlich bei seinem Erscheinen auch keine Fluchtbewegungen wie Baetis ausführen. Die Benthosanalyse, bei der die Steine abgebürstet wurden, zeigt objektiv, daß die Larven tatsächlich das Benthal in der Fütterungszeit besiedelt haben.

Welche Anteile haben die rheophilen Larven im Futter?

Epeorus sylvicola und *Rhithrogena* spec. wurden sowohl als Larven als auch als Imagines von den Wasseramseln zahlreich erbeutet. Sie hatten mittlere bis hohe Prozentanteile in den Halsringproben. Etwa die Hälfte der erbeuteten Tiere waren Imagines. Die Larven leben als rheophile Organismen mit stark abgeplattetem Körper in reißender Strömung auf Steinen in oder unter der Grenzschicht. Vielleicht wird *Cinclus* durch das krappenartige Laufen dieser Tiere auf sie aufmerksam. Aber auch die ruhig und nicht getarnt auf den glatten Steinen verharrenden relativ großen Larven erkennt die Wasseramsel, wie Fütterungsversuche zeigten, und erfaßt sie schnell.

(b) Trichoptera

Erklärungen zu Tabelle 26:

An Köcherfliegen sind 17 verschiedene Untereinheiten in HR und BA festgestellt worden. Die Prozentanteile sind aus Tabelle 26 zu ersehen.

Die Unterschiede zwischen den Abundanzwerten der beiden Benthosanalysen beruhen vor allem darauf, daß BA 1 das Jahresmittel und BA 2 der Mittelwert der Benthosbesiedlung zur Fütterungszeit ist. *Rhyacophila* und *Agapetus fuscipes* kamen viel häufiger in BA 2 vor als in BA 1, dagegen bei *Hydropsyche* umgekehrt. Dominanten waren *Rhyacophila* und *Hydropsyche* in fast allen Flußregionen. Während *Hydropsyche* zur Fütterungszeit (BA 2) flußabwärts im Vorkommen abnahm, trat *Rhyacophila* in dieser Richtung in höherer Dominanz auf.

Die Benthosbesiedlung in Revier Feldbach 2 unterschied sich deutlich von 1 und 3—5. Während im Revier Fulda 1 = 9 verschiedene Trichopterenformen gesammelt wurden, waren es in 3—5 noch 4 und in 6—8 und 9—10 nur 2 Formen. Die *Glossosomatidae (Glossosoma und Agapetus), Philopotamus, Plectrocnemia, Odontocerum* und die *Limnophilidae* hatten nur in den oberen Regionen Anteil an BA 2 und kamen flußabwärts nicht oder nur als Rezedenten vor. Andere Formen, wie z. B. *Silo nigricornis* und *Lasiocephala basalis* traten nur in 6—8 und 9—10 auf, allerdings (vielleicht durch anthropogene Veränderungen bewirkt) in BA 2 nicht.

Allgemein ist festzustellen, daß der Anteil der Trichopteren im Futter deutlich flußabwärts abnahm (Tab. 22 und 26). Umgekehrt stieg der Abundanzwert dieser Ordnung im Benthos zur Fütterungszeit in dieser Richtung.

Diskussion

Außer den Feststellungen des augenblicklichen Trichopterenbestandes der Rheobiozönosen und der von den Vögeln entnommenen Köcherfliegen ist die Kenntnis der Lebensweise (insbesondere Aufenthalt und Metamorphose) dieser Beutetiere zum Verständnis des Nahrungserwerbes und der Nahrungsauslese von *Cinclus* notwendig. Unter den in den Halsringproben gefundenen Trichopteren befanden sich nur 4 Imagines:

Rhyacophila spec.	1 Imago
Polycentropidae (wahrsch. *Plectrocnemia)*	1 Imago
Hydropsyche spec.	2 Imagines

Die Flugzeit der meisten heimischen Arten liegt zwischen Anfang Juni und Ende August und währt gewöhnlich 3—4 Wochen (Engelhardt 1962). Es müssen demnach zur Fütterungszeit mehr Imagines in der Biozönose vorgekommen sein. Warum waren sie nur in sehr geringem Anteil in HR nachzuweisen?

Eine Erklärung kann das verschiedene phototaktische Verhalten geben. Infolge der Tagesaktivität dürfte *Cinclus* nur selten auf die lichtscheuen Trichopterenimagines aufmerksam werden. Die Mehrzahl der Imagines sind Dämmerungs- und Nachttiere, die sich tagsüber in der Bodenstreu, an Uferpflanzen und in Spalten der Gesteine und Ufergehölze verborgen halten. Nach Ulmer (1925) lassen sich die fliegenden Trichopteren nur zu kurzem Flug aufscheuchen und begeben sich bald wieder ins Dunkel ihres Ruheplatzes zurück (negative Phototaxis). Sie schwärmen und tanzen nicht auffällig wie Ephemeropteren und werden deshalb kaum beachtet (Wesenberg-Lund 1943). Auch das Schlüpfen geschieht meist in der Dunkelheit, seltener am Tage. Es ist offenbar so: wenn viele Trichopteren frühestens am Spätnachmittag oder zu Beginn der Dämmerung ihren flatternden Flug beginnen, hat *Cinclus* schon die Nahrungssuche eingestellt und sucht sichere Schlafplätze auf.

T a b e l l e 26: Die relative Abundanz (Dominanz) der Trichopteren in den Benthosanalysen und die prozentualen Anteile der Trichopterengruppen in den Halsringproben.
BA 1 = Benthosanalysen-Jahresmittel nach Illies 1953; BA 2 = Benthosanalysen-Mittelwert zur Fütterungszeit von *Cinclus*; HR = Halsringproben.

Häufigste Trichopterengruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda													
	Epirhithral Fulda: 1			Epirhithral Feldbach: 2		Epirhithral Fulda: 3—5			Metarhithral Fulda: 6—8			Hyporhithral Fulda: 9—10		
	BA 1	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR
Rhyacophila spec.	8,7	19,3	6,3	6,7	81,8	15,4	73,5	55,5	15,4	99,7	75	12,6	97,5	46,6
Glossosoma boltoni		3		64	18,1	2,3								
Agapetus fuscipes	10,9	48,9				4,9	11,3							
Agapetus laniger									< 2			2,8		
Ptilocolepus granulatus	6													
Philopotamus spec.	9,8	2		10,9		16,8								
Plectrocnemia conspersa	< 2	1	2,1			< 2								
Hydropsyche spec.	41,5	24,4		18,3		27,2	13,2		42		25	34,6	2,4	6,8
Odontocerum albicorne	4,4	3	8,5			2,7								
Limnophilidae		5,1	82,9					44,4		0,3				46,6
Anabolia spec.												< 2		
Stenophylax spec.	8,2					2,9								
Drusus spec.						2,9			< 2			< 2		
Apatania fimbriata		3												
Silo nigricornis									2,9			6,9		
Lasiocephala basalis									18,9			< 2		
Oligoplectrum maculatum									< 2			27,2		
Sericostoma spec.	4,4					11	1,8		< 2					
Anzahl	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %
	—	98	47	164	11	—	53	27	—	259	4	—	325	15

Welches sind die wichtigsten Köcherfliegen für die Ernährung der Nestlinge?

Rhyacophila spec.: Wie Tabelle 26 zeigt, beruht die Zunahme der Trichopteren im Benthos flußabwärts fast ausschließlich auf der hohen Abundanz (fast 100 %) der Gattung *Rhyacophila*. Sie war die einzige Trichopterengattung, die in HR aller Flußregionen nachzuweisen war, und zwar mit hohem oder höchstem Anteil, besonders im Unterlauf. Nur im obersten Revier der Fulda 1 war ihre Abundanz geringer und trat deutlich hinter den Limnophiliden zurück.

Gelingt es der Wasseramsel die Larven leicht zu erbeuten? Die etwa 2 cm langen *Rhyacophila*-Larven sind „sehr lebhafte" (Wesenberg-Lund 1943), frei umherkriechende, gehäuselose und räuberische Bewohner stark strömenden Wassers. Daß sie von *Cinclus* häufig verfüttert wurden, kann durch die ungeschützte Lebensweise und auffällige Fortbewegung erklärt werden. Da fast nur große und ausgewachsene Tiere gefangen wurden, spielt vielleicht die Größe der Tiere beim Auffinden eine Rolle (Abb. 31). Die tauchende Wasseramsel wird wahrscheinlich auch durch das ständige Zusammenziehen und Ausdehnen der Körpersegmente beim Umherkriechen und durch das Rotieren der abdominalen Kiemenbüschel auf die Larven aufmerksam. Mit kräftigen Hinterleibsklauen klammern sie sich an kleinsten Unebenheiten fest, auch die Beine krallen sich in die Steinoberfläche. Sie drücken den flachen und breiten Hinterleib an die Steinfläche, um der Strömung wenig Widerstand zu bieten. Trotzdem gelang es der Wasseramsel mit ihrem scharfkantigen Schnabel und feingezähnten Schnabelrändern, die fette Beute vom Substrat zu lösen. Durch ständiges Suchen und heftiges Vordringen mit dem Schnabel in das Inter- und Hypolithal vermochte *Cinclus* viele dieser Larven zu erbeuten.

Flußabwärts wurde die Jagd nach *Rhyacophila*-Larven wegen der zunehmenden Tiefe des Gewässers, der Dicke des Algenüberzuges und dem Ausmaß der Schlammschicht auf Steinen ungünstiger. Andererseits war aber das Benthal auch größer als im Oberlauf. Die flachen Schnellenbereiche (lotische Bezirke) in Meta- und Hyporhithral dehnen sich oft von Ufer zu Ufer aus, und das Wasser ist flach. Deshalb ist das Vorkommen und der Fangerfolg an *Rhyacophila* hier relativ hoch, im Unterschied zu den Revieren 1 und 2.

Unter den in HR vorgefundenen Rhyacophiliden befanden sich nur 1 Imago und 1 Puppe. Im Gegensatz dazu sammelte ich bei BA 2 gleichviele Larven wie Puppen von den Steinen. Warum fehlten die Puppen fast ganz im Futter? Die ausgewachsenen Larven bauen aus Steinchen an einer geschützten Stelle der Unterseite der Steine eine feste Gehäusekammer und ruhen hier etwa 2 Wochen in einem nur am Hinterende befestigten braunen Kokon (Puppenruhe). Wie aus der Abbildung 31 zu ersehen ist, bauen gerne mehrere Larven ihre Gehäuse dicht zusammen, so daß feste Krusten von aneinanderhängenden Puppenkammern entstehen können. Dadurch wird die





Abb. 31: Larven und Puppen von Trichopteren in Halsringproben und Benthosanalysen.

H = *Hydropsyche* spec.

R = *Rhyacophila* spec. Obere Reihe = 4 Larven, 2 aus den Gehäusen genommene Puppen, Puppengehäuse mit Puppe von unten, dasselbe von oben gesehen. Untere Reihe = 3 zusammenhängende Puppengehäuse von oben, von unten mit Puppen, 1 Gehäuse von oben.

Skala in Millimetern.

Haftfestigkeit noch weiter erhöht. Wie Fütterungsversuche ergaben, verzehrt *Cinclus* sofort die Puppen, wenn man diese vorlegt, der Vogel kann aber die festen Gehäusekammern nicht vom Stein ablösen oder öffnen. So wird es verständlich, daß die Wasseramsel keine Puppen verfüttert, obwohl durch die BA 2 viele im Biotop nachgewiesen wurden. Festigkeit der Gehäuse und versteckter Standort meist unter Steinen machen den Erwerb dieser nährstoffreichen Tiere unmöglich. Wesenberg-Lund (1943) kennzeichnet das Puppenstadium: „Es handelt sich offenbar um ein Stadium, in welchem die allermeisten Formen soweit wie möglich alles tun, um sich der Aufmerksamkeit des Feindes zu entziehen; sie sind dann auch in diesem Stadium am schwierigsten zu finden." In Tabelle 27 wurden die Anteile der Larven- und Puppenstadien der Trichopteren nach ihrer Lebensweise übersichtlich zusammengestellt. Der Vergleich zeigt, daß das Angebot an *Rhyacophila*-Puppen und -Larven am größten war. Die Puppen konnte *Cinclus* nicht erlangen. Die Larven erbeutete sie trotz der versteckten Lebensweise in relativ hohem Prozentanteil des Futters.

Glossosomatidae: Die beiden häufigsten Arten dieser Familie, *Glossosoma boltoni* und *Agapetus fuscipes,* sind an das Epirhithral gebunden. Die Dominanz in 1 zeigt zur Zeit der Fütterung der Wasseramseln höhere Werte als das Jahresmittel (BA 1). Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Flugzeit noch nicht begonnen hatte und die meisten Tiere noch im Gewässer waren. Im Gegensatz zu den Rhyacophiliden sind die Glossosomatiden viel kleinere Beutetiere. Auch leben die Larven nicht frei, sondern besitzen ein gewölbtes und auf dem Substrat flach aufsitzendes Gehäuse aus Steinchen. Diese in Form eines halben Ellipsoides gebauten kleinen Gehäusekammern werden bei dem sehr langsamen Kriechen mitgeführt. Die Larven krallen sich in den Algenteppich und die Steinoberfläche, weiden diese ab und werden durch das Gehäuse vor der Strömung geschützt. Die Puppen liegen in einem braunen Kokon in ähnlichen Steinkämmerchen. Auf der Steinfläche sind oft viele nebeneinander festgemauert. *Cinclus* konnte die transportablen Gehäusekammern der Larven gelegentlich vom Stein abnehmen oder öffnen, das beweisen 2 Larven von *Glossosoma,* die im Futter gefunden wurden (Revier 1). In Revier 2 fließt der Feldbach mit kleinen Wasserfällen über Buntsandsteinpatten. Infolge der geringen Wassertiefe konnte die Wasseramsel wahrscheinlich leichter an die Gehäuse gelangen als im benachbarten Oberlauf der Fulda, wo Basaltgeröll den Trichopteren mehr Verstecke bot.

Fangnetzspinnende Köcherfliegenlarven *(Philopotamus, Plectrocnemia* und *Hydropsyche):* Diese Larven führen eine fast sedentäre Lebensweise. Sie haben kein Gehäuse, sondern sind Netzspinner im stark strömenden Wasser. Sie sitzen in Spalten und Nischen in losen, oft röhrenförmigen Gespinnstmassen, die auch ihre Fangnetze sind. Die Netze sind meistens mit Detritus behängt und bisweilen schwer zu bemerken. Für *Cinclus* ist der Fang dieser Tiere nicht leicht. Wahrscheinlich ist der Vogel mit dem Schnabel in die Verstecke vorgedrungen und hat so manche Larve erfassen kön-

Tabelle 27: Anzahl der Trichopteren in Halsringproben und Benthosanalysen (BA 2) der untersuchten Reviere von Fulda und Döllbach in Beziehung zu ihrer Lebensweise

Häufigste Trichopterengruppen (systematisch)	Halsringproben				Benthosanalysen zur Fütterungszeit			
	Larven			Puppen	Larven			Puppen
	frei kriechend auf Steinen	fast seßhaft, in Gespinsten	kriechend mit transportablen Gehäusen	seßhaft, in festgehefteten Gehäusen	frei kriechend auf Steinen	fast seßhaft, in Gespinsten	kriechend mit transportablen Gehäusen	seßhaft, in festgehefteten Gehäusen
Rhyacophila spec.	52			1	643			602
Glossosoma spec.			2	○			89	20
Agapetus spec.			○	○			23	25
Philopotamus spec.		○		○		19		1
Plectrocnemia spec.		1		○		1		○
Hydropsyche spec.		10		○		54		5
Odontocerum albicorne			4	○			3	○
Limnophilidae			94	○			7	○

nen. Der Fang der *Hydropsyche* (Abb. 31) brachte in 6—8 und 9—10 viel mehr Erfolg als in 1 und 2 sowie 3—5, obwohl die Larven in den oberen Regionen zahlreich vorkommen. Wahrscheinlich lebten die Tiere im Oberlauf versteckt im Hypo- und Interlithal schwerer Steine und waren kaum zu erlangen.

Limnophilidae: Im Gegensatz zu allen bisher besprochenen Trichopteren, haben *Odontocerum albicorne* und die Limnophilidae im Futter einen höheren Anteil aufzuweisen als in BA 2. Die Limnophiliden sind sogar die häufigste Trichopterengruppe in den Halsringproben, im Benthos aber kaum vertreten.

Rhyacophila, die zweithäufigste Gruppe im Futter, und die Limnophilidae treten in beiden Untersuchungen nach Tabelle 26 in umgekehrtem Verhältnis auf: Während die Limnophiliden im Futter deutlich dominieren, steht *Rhyacophila* im Bestand zur Fütterungszeit an allererster Stelle.

Wird der geringere Anteil der *Rhyacophila* im Futter damit erklärt, daß diese Larven versteckt kriechen und die Puppen verborgen in festen Gehäusen ruhen, so müßte man bei den Limnophiliden entsprechend dem hohen Anteil im Futter eine offene Lebensweise und leichten Fang erwarten. Bei den Limnophilidae bauen die Larven transportable Gehäuse, in denen der weichhäutige dicke Hinterleib steckt und in den sich auch die ganze Larve bei Gefahr zurückziehen kann (Abb. 25). Es sind röhrenförmige Gehäuse (Köcher), die aus verschiedenen mineralischen und pflanzlichen Materialien hergestellt werden und die infolge der Pluripotenz des Bauinstinktes nicht zur Artdiagnose benutzt werden können. Oft sind die Gehäuse in vertikaler Stellung und in großer Zahl an den Kanten der Steine des Benthal (manche Stenophylax-Arten) oder mitten auf den Steinoberflächen (*Silo* spec.) zu finden. Die Limnophiliden halten sich aber nicht nur im Benthal auf. Zeitweise sind sie sogar vornehmlich nahe der Wasseroberfläche und in der Vegetation oder nahe dem Ufer zu finden.

Kopf und Brust mit den langen Schreitbeinen schauen aus dem Köcher heraus und zeigen zeitweilig lebhafte Bewegungen (besonders bei Wasserstandsänderungen), so daß die Vögel auf sie aufmerksam werden. Die auf herausragenden Steinen ruhig stehende Wasseramsel beobachtet aufmerksam die Umgebung und die oberste Wasserzone. Bei dieser Ansitzjagd bemerkt sie die Trichopterenlarven mit ihren auffallenden Röhrenköchern sofort und erbeutet sie. Durch Schleudern und Aufschlagen der Köcher gelingt es ihr die Larven zu erlangen (Jost 1972). Noch auf eine andere Weise erbeutet *Cinclus* die Röhrenköcher. Sie taucht zum Benthal und versteht es, die an Steinen mit dem einen Ende angehefteten Röhren unversehrt abzureißen und nach oben zum Ansitzstein zu transportieren. — Die Puppen der Limnophiliden ruhen in ähnlichen, aber verschlossenen Röhren, die an einem oder beiden Enden an Steinen oder Wasserpflanzen fixiert

sind. Ob die Wasseramsel auch diese Puppengehäuse von ihrem Substrat abtrennt und die Puppen herausklopft, konnte nicht ermittelt werden.

Abschließend kann nun auch die Frage, warum allgemein der Trichopterenanteil im Futter flußabwärts ab- im Benthos (BA 2) aber zunahm, beantwortet werden: Im flachen Oberlauf können die Vögel die Limnophiliden (besonders Stenophylaxgruppe) relativ leicht erbeuten, worauf der hohe Prozentanteil (HR) hinweist. Auch die zahlreich bei der Suche nach Nahrungsresten gefundenen Köcher bestätigen diese Annahme.

Rhyacophila ist im Benthos des Meta- und Hyporhithrals zwar sehr häufig, da die Puppen aber geschützt sind und die schnellen Larven recht versteckt leben, ist der Fangerfolg gering.

(c) Plecoptera

Erläuterungen zu Tabelle 28:

Die Anteile der Beutetiergruppen in HR und die Abundanz in BA 2 unterscheiden sich oft erheblich. Deutlich höhere HR- als BA 2-Anteile haben *Protonemura* in 1, *Nemoura* in 1 und 3—5, *Amphinemura* in 3—5. Umgekehrt haben höhere BA 2- als HR-Anteile *Brachyptera* und *Leuctra* in 1, *Protonemura* in 3—4 und 6—8. Bei diesem Vergleich ist zu beachten, daß zur Auswertung nur relativ wenige HR-Tiere vorlagen. Insgesamt wurden 57 Plecopteren in den Halsringproben gefunden.

In den beiden unteren Flußregionen kommen die Plecopteren nur in geringem Bestand vor. Entsprechend treten sie nur in einzelnen Stücken in HR auf. Nach Illies (1955) lebt der weitaus überwiegende Teil der heimischen Arten in der Quell- und oberen Salmonidenregion (kaltstenotherme und polyoxybionte Arten).

Diskussion

Etwa zwei Drittel der in HR gefundenen Plecopteren sind Imagines, das andere Drittel sind Larven. Die Imagines sind durch geringe Flugaktivität und ungewandten Flug gekennzeichnet. Sie halten sich in Ufernähe auf den Gehölzen und Kräutern, auf Blättern oder in Spalten und Höhlungen auf (z. B. *Petasites*-Blätter). Bei Störungen laufen sie eher davon, als schnell abzufliegen (Engelhardt 1962). Alle diese Eigentümlichkeiten begünstigen die Jagd der Wasseramsel und erklären den großen Anteil der Imagines im Futter.

Dagegen haben die Larven düstere Körperfärbung und verborgene Lebensweise auf der Unterseite und Leeseite der Steine sowie in Wasserpflanzenbüscheln. Sie kriechen nur langsam, schwimmen selten. Deshalb sind Larven von dem tauchenden Vogel offenbar nur gelegentlich zu fassen.

Warum bestehen oft gegensätzliche Prozentanteile der Arten in BA 2 und HR?

Ist der Abundanzwert einer Plecopterenart (BA 2) hoch, dann sind relativ viele Larven im Gewässer. Die Wasseramseln können aber nur geringe

Tabelle 28: Die relative Abundanz (Dominanz) der Plecopteren in den Benthosanalysen und die prozentualen Anteile der Plecopterengruppen in den Halsringproben.
BA 1 = Benthosanalysen-Jahresmittel nach Illies 1953; BA 2 = Benthosanalysen-Mittelwert zur Fütterungszeit von Cinclus; HR = Halsringproben.

Häufigste Plecopterengruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda													
	Epirhithral Fulda: 1			Epirhithral Feldbach: 2		Epirhithral Fulda: 3—5			Metarhithral Fulda: 6—8			Hyporhithral Fulda: 9—10		
	BA 1	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR	BA 1	BA 2	HR
Plecoptera								4,5						
Brachyptera spec.	23,2	54	12,5	36,2	100							11,3		33,3
Brachyptera seticornis						11	4,5	36,8						
Taeniopteryx schoenemundi												28		
Protonemura spec.	34,4	15	75	47,2		33,9	85,6	4,5	10,7	100				
Amphinemura spec.	<2	4				3,7	3,4	13,6	71,7		33,3			
Nemoura spec.	18,9	6	8,3			26,8		18,1	2,4					
Leuctra spec.	16,7	17		6,4		16,4	3,4					6	33,3	
Perlodes microcephala	<2	2		1,6		<2		9						
Isoperla spec.									12,7		66,6			
Isoperla grammatica												37,5	66,6	
Isoperla oxylepis	5,1	2		3,2		4,7	2	4,5						
Dinocras cephalodes				6,4										33,3
Perla burmeisteriana												13,7		33,3
Perla marginata								4,5						
Chloroperla torrentium			4,1			<2	0,6	4,5						
Anzahl	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%	100%
	—	100	24	125	6	—	146	22	—	52	3	—	9	3

Mengen fangen, der Prozentanteil in der verfütterten Nahrung ist dann gering. Ist dagegen die Abundanz im Benthos gering oder Null, so kann der HR-Anteil dieser Art trotzdem relativ groß sein, weil die Art momentan Flugzeit hat und Cinclus die Imagines viel leichter erbeuten kann als die Larven.

(d) Diptera

Erläuterungen zu Tabelle 29:

Im Unterschied zu den Übersichtstabellen der drei vorgenannten Beutetierordnungen zeigt Tabelle 29 jeweils die Anzahlen der Beutetiergruppen und keine Prozentanteile. Abundanzwerte im Jahresmittel (BA 1) sind für diese Ordnung noch nicht ermittelt worden.

Am häufigsten kamen im Benthos (BA 2) die Larven bzw. Puppen von *Prosimulium, Chironomidae, Liponeura* und *Dicranota* vor. Im entnommenen Futter waren am zahlreichsten: Limoniinae, *Limonia albifrons* (Abb. 32), *Rhamphomyia nigripes* und *Prosimulium fuscipes* (Abb. 33).

Insgesamt befanden sich in HR an Dipteren:

101 Einzeltiere = 7 Larven, 4 Puppen, 90 Imagines von zusammen 18 systematischen Gruppen (meist Arten).

Insgesamt enthielten BA 2 an Dipteren:

1 262 Einzeltiere = 1 257 Larven, 5 Puppen von zusammen 7 systematischen Gruppen (meist Arten).

Diskussion:

Die Unterschiede zwischen Benthos- und Halsringnachweisen sind zunächst auch bei den Dipteren durch die verschiedenen Metamorphosestadien zu erklären. Im Benthos kommen nur die Larvenstadien vor. *Cinclus* fängt aber sehr oft die weichhäutigen Dipterenimagines, wie der hohe Anteil in HR bestätigt. Eigenartigerweise waren keine Prosimulium- und Chironomidenlarven in HR zu finden. Eine Abneigung oder Ablehnung dieser Tiere durch die nahrungssuchende Wasseramsel ist möglich. Es ist wohl auszuschließen, daß diese zarten Larven in den eingespeichelten Halsringfutterballen aufgelöst und bei der Bestimmung nicht mehr erkannt worden sind. Die stärker chitinisierten Körperteile hätten bei der Analyse der Halsringproben gefunden werden müssen. Daß die jagende Wasseramsel diese Larven wegen ihrer geringen Körpergröße übersehen hat, kann nicht angenommen werden, weil der Vogel auch andere kleine Dipterenlarven z. B. *Liponeura* erbeutet. Auch auffallend kleine Imagines wie von *Prosimulium* spec. und 1 Imago von *Chironomidae* gen. spec. konnten im Futter nachgewiesen werden (Abb. 33). — Ausgesprochen stenöke Formen sind die Blepharoceridenlarven, die ausschließlich den Bergbach, und zwar die strömungsreichsten Choriotope des Benthals besiedeln (Gattung *Liponeura*, Abb. 34). Sie sitzen auf den Steinen, über die das Wasser mit größter Wucht hinwegfließt. Die bis etwa 1 cm großen Larven haften



Abb. 32: Dipteren- und Homopteren-Imagines in Halsringproben.

1— 3: *Limonia albifrons* (Meigen) (Limoniidae, Stelzmücken).
4: *Limoniinae* gen. spec. ♂ (Limoniidae, Stelzmücken).
5: Limoniinae gen. spec. ♀ (Limoniidae, Stelzmücken).
6: *Xanthempis aequalis* (Loew) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
7: *Limnophilini* gen. spec. (Limoniidae, Stelzmücken).
8—12: *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes (Fabr.)* ♂ (Empididae, Tanzfliegen).
13: *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes* (Fabr.) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
14, 15: *Empis (Rhagionempis) variegata* (Meigen) ♂ (Empididae, Tanzfliegen).
16: *Empis (Rhagionempis) variegata* (Meigen) ♀ (Empididae, Tanzfliegen).
17: 7 *Prosimulium fuscipes* (Roser) (Melusinidae, Kriebelmücken).
18: 13 *Psylla* spec., 10 ♂ und 3 ♀ (Psyllidae, Blattflöhe oder Springläuse).



Abb. 33: Kleine Dipteren-Imagines in Halsringproben.

Links oben 2 *Prosimulium fuscipes* (Simuliidae, Kriebelmücken).

Links unten *Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes* ♂ (Empididae, Tanzfliegen).

Rechts oben = Unbestimmbare Mücke, nur 3,5 mm groß (Nematocera, Mücken).

Rechts unten = Unbestimmbare Zuckmücke, nur 2 mm groß, ♂ (Chironomidae, Zuckmücken).

Skala in Millimetern.

sich mit den 6 großen Saugnäpfen ihrer Bauchseite so fest, daß man sie oft nur mit Hilfe eines Taschenmessers ablösen kann (Engelhardt 1962). „Diese Saugnäpfe gehören zu den technisch vollkommensten im Tierreich, sie haften so fest auf der Unterlage, daß man eine Liponeura-Larve nicht mit Gewalt von der Steinfläche lösen kann: Eher zerreißt das Tier, als daß sich der Saugnapf lockerte!" (Illies 1961).

Unter den HR-Beutetieren befanden sich jedoch 3 unversehrte Larven von *Liponeura*. Es muß also *Cinclus* gelingen, mit Hilfe des scharfkantigen Schnabels und des fein gezähnten Randes des Oberschnabels die Larven vollkommen abzuheben. Außerdem ist dadurch gesichert, daß der Vogel diese kleinen Larven in der tosenden Strömung erkennt. Ihre Bewegungsaktivität ist gering. Möglicherweise erleichtert der Kontrast der grauen Larven mit dem Untergrund das Auffinden. Ich konnte feststellen, daß die Tiere sowohl auf dunklem Basaltgeröll als auch auf hellen Sandsteinen vorkommen, wenn die Steine nur in der stärksten Strömung liegen. Auf einem weißen Blech saßen viele Liponeuralarven und -puppen im tosenden Wasser des Fuldaoberlaufes. Ich konnte sie schon aus größerer Entfernung

Tabelle 29: Systematische Zugehörigkeit und Anzahl der bei Benthosanalysen zur Fütterungszeit (BA 2) und Halsringuntersuchungen (HR) festgestellten Dipteren

Dipteren-Gruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda									
	1		2		3—5		6—8		9—10	
	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR
1. Orthorhapha: Nematocera Mücken										
a) Oligoneura										
Blepharoceridae Lidmücken *Liponeura* spec.	2				62	2	3	1		
Liponeura cinerascens			56			1				
Bibionidae Haarmücken *Bibio varipes* (Meigen)		1								
Fungivoridae (= Mycetophilidae) Pilzmücken *Mycomyia* spec.		1								
Psychodidae Schmetterlingsmücken gen. spec.	4									
Melusinidae (= Simuliidae) Kriebelmücken *Prosimulium* spec.	590		52		22				1	
Prosimulium fuscipes (Roser)		8				2				
Prosimulium rufipes (Meigen)						2				
Chironomidae Zuck- oder Schwarmmücken gen. spec.	5		120		2		28		258	
b) Polyneura										
Tipulidae Schnaken, Bachmücken *Pales maculata* (Meigen)		1								
Tipula spec.	4	2								
Limoniidae (= Limnobiidae) Stelzmücken *Limonia albifrons* (Meigen)						15				1
Limoniinae gen. spec.		8				3		3		2
Limnophilini gen. spec.						1				
Pediciinae: *Dicranota* spec.	11		4		1		3			
Übertrag										

noch Tabelle 29:

Dipteren-Gruppen (systematisch)	Untersuchungsstellen (Reviere) im Rhithral der Fulda									
	1		2		3—5		6—8		9—10	
	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR	BA 2	HR
Übertrag										
2. Orthorhapha: Brachycera Fliegen										
Rhagionidae Schnepfenfliegen										
Atherix spec.									3	
Empididae Tanzfliegen										
Rhamphomyia (Rh.) *tibialis* (Meigen)		9								
Rhamphomyia (Megacyttarus) nigripes (Fabr.)		9				6				
Hilara spec.										3
Empis (Rhagionempis) rustica (Fallen)		1								
Empis (Rhagionempis) variegata (Meigen)						3				
Xanthempis aequalis (Loew)		3				1				
Xanthempis scutella (Curtis)		1								
Xanthempis trigramma (Wied. apud Meig.)		1								
3. Diptera: nicht näher bestimmbar		8	2		1		7	1	1	4
Anzahl Individuen insgesamt	616	53	234	0	88	34	41	5	263	10

erkennen, besonders die schwarzen Puppen (Abb. 34). Auch eine der kleinen Imagines von *Liponeura cinerascens* befand sich in den HR! Diese seltenen Dipterenstadien halten sich an geschützten Stellen des Uferbereiches auf (nahe am Wasser, z. B. unter Blättern) und werden vom Menschen nur zufällig entdeckt.



Abb. 34: Lidmücken (Blepharoceriden) aus Halsringproben und Benthosanalysen. Oben links *Liponeura* spec., Puppen (4—7 mm lang).

Oben Mitte und rechts *Liponeura* spec., Larven von der Ober- und Unterseite (4—10 mm lang).

Unten *Liponeura cinerascens,* Imago (7 mm lang, mit Beinen 12 mm lang).

d) *Zusammenfassung und Diskussion zu den Kapiteln 6 und 7.*

Diese erste größere Nahrungsanalyse bei *Cinclus* mit Hilfe der HR-Methode verlief bei Nestlingen im Alter von 1—10 Tagen erfolgreich. Schon bei 1—2 Tage alten konnte ich die Methode versuchsweise anwenden, aber die Vögel sind noch zart, und die Ringe müssen sehr vorsichtig angelegt werden. Die besten Ergebnisse erhielt ich bei 7 Tage alten Wasseramseln. Über 10 Tage alte Nestlinge sind für die HR-Methode nicht mehr geeignet, weil sich die Ringe infolge der Bewegungsaktivität, des Wachstums der Halsmuskulatur und des Gefieders lockern und die Nahrung verschluckt wird.

C. König (briefl. 1967) fand bei 15 % der 23 untersuchten Nestlinge kein Futter, als er nach maximal 2 Stunden nach Anlegen der Halsringe zum Nest zurückkam. Bei meinen Untersuchungen hatten 49 % der 247 mit Halsringen versehenen Nestlinge keine überbrachten Nahrungstiere bei sich. Der Unterschied der beiden Ergebnisse beruht darauf, daß König eine geringere Anzahl Nestlinge und wahrscheinlich im günstigsten Alter untersuchte, während ich alle Altersstufen heranzog.

Vergleicht man das Ergebnis der Halsringanalyse mit den anderen Nahrungsuntersuchungen (Beobachtung mit Beute, Sammeln der Nahrungsreste, Speiballen-, Kot- und Magenanalysen) so brachte sie die reichhaltigste und genaueste Beutetierliste. Im Gegensatz zu anderen Untersuchungen bildeten weichhäutige Beutetiere in den Halsringproben den weitaus größten Anteil und Organismen mit hartem Skelett eine sehr geringe Menge. Vergleichende Untersuchungen über die aufgenommene Nahrung und das Nahrungsangebot bei *Cinclus* sind in der Literatur nicht zu finden. Differenzen zwischen den beiden Benthosanalysen beruhen darauf, daß BA 1 das Jahresmittel und BA 2 der Mittelwert der Analysen zur Fütterungszeit ist. Daraus ist zu ersehen, daß ein sehr unterschiedliches Nahrungsangebot in den verschiedenen Jahreszeiten besteht. Der Einwand, die Benthosanalysen zeigten nur einen Teilbereich des gesamten Nahrungsangebots der Wasseramsel, ist berechtigt. Trotzdem scheint mir der Vergleich wertvoll zu sein, weil das Benthal das Hauptjagdgebiet von *Cinclus* ist und die Organismen des Benthos den Grundstock der Wasseramselnahrung bilden. Durch die relativ genaue Bestimmung der in den Halsringproben vorliegenden Beutetiere konnte der Anteil der Nahrung aus dem Gewässer, vom Ufer und der Luft ermittelt werden. Diese Ergebnisse ermöglichen die Feststellung der unterschiedlichen Anteile der Larven, Puppen und Imaginalstadien und sogar der weiblichen und männlichen Imagines bei Baetis in den Rhithralbiotopen. Dadurch wurde deutlich, wie mannigfach die Nahrung der Wasseramsel in Wirklichkeit ist.

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden schließlich mit der Lebensweise der Beutetiergruppen und deren Stadien verglichen. Für die einzelnen Formen sind der Aufenthaltsort, die Bewegungsweise und das Fluchtverhalten kennzeichnend. Es besteht offenbar eine Beziehung zwischen diesen Faktoren und dem Fangerfolg der Vögel.

8. Fütterungsversuche an Käfigvögeln

a) *Haltung und Aufzucht*

Nach A. E. Brehm (1876) hat schon J. M. Bechstein († 1822) erwähnt, daß man den „Wasserschwätzer" mit Fliegen, Ameisenpuppen und sonstigen Leckerbissen an Nachtigallenfutter gewöhnen und dann „geraume Zeit" in Gefangenschaft halten könne. Bis heute ist es jedoch trotz vieler Versuche nur wenigen Vogelliebhabern gelungen, diese Vogelart längere Zeit, also mehrere Wochen und Monate nach der Eingewöhnung oder Aufzucht, am Leben zu erhalten.

(1) Haltung von 3 Altvögeln

Ad ♀ 4. 12. 1965 — 3. 4. 1966 weißer Ring (W)
Ad ♂ 25. 12. 1967 — 30. 12. 1967 schwarzer Ring (S)
Ad ♀ 1. 8. 1969 — 6. 8. 1969 blauer Ring (B)

W starb nach 5 Monaten an Zehengeschwüren, die anderen wurden nach kurzer Haltung wieder an der Fangstelle freigelassen.

Die Frischfänge kamen zunächst in einen kleinen Eingewöhnungskäfig, der in den ersten Tagen ganz, später teilweise mit einem Tuch bedeckt war. Nach 4 Tagen wurden die Vögel in eine Kellervoliere gebracht, die durch einen Lichtschacht Zugang zu einem Käfig im Freien hatte. Schließlich erfolgte Umzug in die geräumige Gartenvoliere mit künstlichem Wasserfall und Wasserbecken (Umwälzanlage).

Bisher wurde bei der Haltung auf einen Unterschied der Geschlechter nicht geachtet. Männliche Wasseramseln bewegten sich schon nach dem Fang, wenn ich sie zur Beringung in der Hand hielt, viel lebhafter als die Weibchen. Die ruhigen, kleineren und anpassungsfähigeren Weibchen eignen sich offenbar besser zur Haltung. Die beiden weiblichen Vögel wurden schon nach 2—4 Tagen zutraulich und kamen in Anwesenheit des Pflegers zum Futterteller. Wasser habe ich zunächst nur in kleinem Napf geboten („trockene Methode" nach Herrmann 1894 und Perzina 1897), später dann reichlich. Die Vögel zeigten bald das Bedürfnis zu baden; dabei durchnäßten sie das Gefieder. Es scheint eine Beziehung zwischen der Ernährung und der Wasserfestigkeit des Gefieders zu bestehen. Erhielten die Wasseramseln Futter, das aus Mehlwürmern *(Tenebrio molitor,* L.), hochwertigem Weichfutter und Beikost bestand, so kränkelten sie bald, das Gefieder lockerte sich, die Lebhaftigkeit ließ nach und es traten an den Zehen Entzündungen auf (ebenso Braun 1924 und Schmidl 1960). Nach Hoppe (1968) handelt es sich um Avitaminosen infolge starker Mehlwurmfütterung. Gab ich den Wasseramseln keine Mehlwürmer aber viel Frischfutter, so blieben sie gesund. Ihr Gefieder lag dicht an, es war wasserfest und trocknete, wenn es teilweise durchnäßt war, relativ schnell. Schon Perzina (1897) hat auf die Beziehung zwischen Wasserfestigkeit und Wohlbefinden bei *Alcedo* und *Cinclus* hingewiesen.

Ich habe die Vögel schließlich nur noch mit Frischfutter ernährt, das ich mit dem PKW täglich in großen flachen Wannen holte. Mit einem Käscher wurden Kleintiere verschiener Art aus Bächen und Wiesengräben gesammelt und den Vögeln in flachen Schalen fortlaufend (im Abstand bis zu 30 Minuten) geboten.

(2) Aufzucht von 2 Nestlingen

♂ gelb beringt (G)

♀ rot beringt (R)

Sie wurden einem Nest mit insgesamt 5 Nestlingen am 23. 6. 1968 im Alter von 13 Tagen entnommen. Die Aufzucht erfolgte in einem alten Wasseramselnest mit trockener Blatteinlage (Abb. 35). Am 2. 7. kamen sie in die Gartenvoliere.



Abb. 35: Aufzucht von zwei Nestlingen in einem alten Wasseramselnest.

Unten im Alter von 14, oben von 21 Tagen.



Daß sich die Wasseramsel „als Versuchstier absolut nicht eignet" (Reichholf 1968) trifft in dieser strengen Formulierung nicht zu. Die Haltung dieser Vogelart erfordert aber ganz besondere Voraussetzungen, vor allem eine außergewöhnlich aufmerksame Pflege. Ständige Versorgung mit verschiedenen Wassertierchen ist Voraussetzung der Haltung. In einer größeren Wanne im kühlen Kellerraum konnte ich die Nahrungstiere zusammen mit Wasserpflanzen und bei Frischwasserzufluß jeweils für einige Stunden am Leben erhalten.

b) *Fütterung mit verschiedenen Tieren (selektive Nahrungsaufnahme)*

Den Vögeln wurden in der Gartenvoliere im Abstand von 15 bis 60 Minuten flache Schalen mit Nahrungstieren gegeben, in denen das Wasser 5 mm hoch stand. Außen an der Voliere stehend konnte ich alle Einzelheiten der Nahrungswahl feststellen. Außerdem wurden die Aufzuchtvögel mehrmals an den Fuldafluß gebracht und in einem Transportkäfig bei der Aufnahme von Nahrungstieren beobachtet. Dieser Käfig ohne Bodenteil konnte zusammengelegt werden und teils am Ufer, teils im Wasser oder auch ganz in das flache Wasser gestellt werden (Abb. 36).



Abb. 36: Aufgezogene Wasseramseln in einem zusammenlegbaren Transportkäfig bei der Nahrungssuche am Flußufer. Die beiden Vögel G und R vorne links bzw. hinten rechts im Käfig.

Tabelle 30: Fütterung der Käfigvögel mit verschiedenen Tieren
+ aufgenommen und verschluckt, ++ aufgenommen und vor dem Verschlucken gewalkt, ++− aufgenommen und gewalkt, aber wieder fallen gelassen, − nicht aufgenommen; La Larvenstadien.

Nahrungstiere	Größe in mm	Käfigvögel				
		R	G	W	S	B
Planaria spec.	3—10	+	+	+	+	
Tubificidae, versch. Arten	5—15	+	+			+
Lumbricus spec.	30—40	−	−	−		−
Hirudinea, versch. Arten	20—30	+	−	+	+	+
Daphnia pulex	1— 2	−	−			
Asellus aquaticus	5—10	++	++	++	++	++
Oniscus asellus	10	++	++	++	++	
Gammarus spec.	2— 4	+	+	+	+	+
Gammarus spec.	5—10	++	++	++	++	++
Arachnoidea, versch. Arten	2— 5	+	+	+	+	
Ephemeroptera La, versch. Arten	2— 5	+	+	+	+	+
Ephemeroptera La, versch. Arten	5—15	++	++	++	++	++
Odonata La, versch. Arten	5—15	+	+		+	+
Gerris und *Velia* spec.	5	+	+	+	+	
Gerris und *Velia* spec.	10	++	+	+	++	
Notonecta spec.	5	++−	++	−	++	−
Notonecta spec.	13	++−	−	−	−	
Nepa rubra	10—15	−	++	++	−	
Lasius niger	3—10	++	++	++		
Coleoptera, versch. Arten	2— 5	++	++−	++	++	++−
Coleoptera, versch. Arten	5—10	++	−	++	++−	−
Tenebrio molitor	12	++	++	++	++	++
Coleoptera La, versch. Arten	2—10	+	+	+	+	+
Tenebrio molitor, La	15—20	+	+	+	+	+
Trichoptere La	4—20	++	++	++	++	++
Chironomidae La, versch. Arten	10	+	−	−	+	
Simuliidae La	3— 5	−	+	−	−	
Ancylus fluviatilis	2— 5	++	++	−		
Gastropoda, versch. Arten	5—10	++	++−			
Salmo trutta fario	7	+	+		++	−
Salmo trutta fario	10	++	++	++−	++	−
Salmo trutta fario	15—20	++	++−	++−	++−	−
Salmo trutta fario	> 20	++−	++−	−	−	−
Phoxinus phoxinus	20	++	++			
Gasterosteus aculeatus	15	++	++−	−		
Gasterosteus aculeatus	25	++	++−	++−	++−	−
Rana temporaria La.	10—15	++	++	−	−	
Rana temporaria La.	20	++−	++−			

Feststellungen zur selektiven Nahrungswahl (Tab. 30):

Die Vögel haben die verschiedensten Tierarten verzehrt. Auch Landtiere, die nicht oder selten am Gewässer vorkommen, wurden aufgenommen (z. B. *Tenebrio molitor, Lasius niger* und *Oniscus asellus).* —

Kleine Tiere wurden von den meisten Vögeln bevorzugt genommen, besonders die 2—5 mm großen. —

Von besonderer Bedeutung für die Eignung als Nahrung scheint der Grad der Sklerotisierung des Außenskeletts zu sein. Stark gepanzerte Formen wurden gemieden oder nach dem Walken fallen gelassen, z. B. größere Notonecten, Dytisciden, Gastropoden. Übrigens wurden die meisten Beutetiere vor dem Verschlucken mit dem Schnabel gewalkt und nur sehr weiche und kleine Formen direkt verschluckt. —

Unruhig zappelnde und sich schnell fortbewegende Tiere erregten die besondere Aufmerksamkeit der Käfigvögel. Sie schnappten sehr geschickt und zielsicher nach ihnen. Auch größere Fische und größere Dytisciden, die nie gefressen wurden, haben die Wasseramseln, offenbar weil sie sich so heftig bewegten, gefaßt und an Land geworfen. Ich konnte auch beobachten, wie die Vögel Jagd auf still sitzende Tiere machten, z. B. auf ruhig an der Schale verharrende kleine und große Ephemeropterenlarven. Offensichtlich hatten sie diese Organismen als Nahrung erkannt.

Je nach dem Grad der Sättigung haben die Vögel ihre Nahrungswahl etwas geändert. Hatten sie Hunger, nahmen sie Tiere auf, die sonst liegen geblieben wären. wie z. B. kleine Froschlarven, Fische von 10—20 mm Länge und Heteropteren. —

Auch war Spezialisation festzustellen, z. B. nahm G regelmäßig Simuliidenlarven auf, dagegen R nie. Bei ausschließlicher Gammaridenernährung suchte G zuerst die großen Individuen und mied die ganz kleinen, R verhielt sich genau umgekehrt. —

Während alle Altvögel Stichlinge unbeachtet ließen oder nach kurzem Packen und Walken an Land warfen, verzehrte R einen 27 mm großen *Gasterosteus,* nachdem er den die Stacheln spreizenden Fisch mehrfach mit dem Schnabel gedrückt und auf den Boden geworfen hatte.

Durch Walken, Schleudern und Aufschlagen der Köcher an den Boden oder Steine gelang es den Altvögeln und Aufzuchtvogel G die Köcherfliegenlarven zu gewinnen (Jost 1972). —

War die Nahrung reichhaltig, so konnte stets eine bestimmte Reihenfolge der Nahrungsaufnahme beobachtet werden.

Bevorzugt verzehrt wurden: Ephemeroptera-Larven
Tenebrio-molitor-Larven und -Imagines
Trichoptera-Larven
Arachnoidea
Odonata-Larven u. a.

Später aufgenommen wurden: Gammariden
Ancylus fluviatilis
Pisces
Heteroptera u. a.

Grundsätzlich können die Ergebnisse der Fütterungsversuche an Käfigvögeln nicht direkt auf die Verhältnisse im Lebensraum übertragen werden. Es ist aber zu erwarten, daß sie im Vergleich mit den anderen Untersuchungsergebnissen wertvolle Hinweise geben, um schließlich das Gesamtschema der Wasseramselnahrung zu finden.

9. Periodizität der Ernährung im Laufe des Jahres

a) *Brutzeit und Nahrungsangebot*

(1) Bisherige Feststellungen

Im allgemeinen liegt die Brutzeit der verschiedenen Vogelarten jahreszeitlich so, daß zur Zeit der Jungenaufzucht gute, möglichst sogar die besten Ernährungsverhältnisse des ganzen Jahres herrschen und außerdem noch genügend Zeit bis zum Wiedereintritt ungünstigerer Lebensbedingungen für die Entwicklung der Jungvögel zur Verfügung steht (Berndt-Meise 1959).

Die Wasseramsel gehört zu den Vogelarten, die besonders früh im Jahr mit der Brutzeit beginnen. Nach meinen Beobachtungen haben die Vögel schon im Februar und März mit dem Nestbau begonnen, wenn noch Schnee und Eis Steine und Ufer überziehen. Oft erfolgte das Bauen schnell und eilig, sobald warme Witterung einsetzte. Nur das Gefrieren der feuchten Moosnester und sehr hoher Wasserstand hielten die Vögel vom Weiterbau kurzzeitig ab. Die Eiablage erfolgte im Untersuchungsgebiet frühestens Anfang März. Dies entspricht der allgemein für Deutschland geltenden Angabe für zeitigen Legebeginn (Creutz 1966). Vereinzelte Gelegefunde im Februar in verschiedenen Teilen Mitteleuropas dürften durch ungewöhnlich milde Winter und sehr günstige örtliche Brutverhältnisse bedingt gewesen sein.

Was veranlaßt *Cincus* trotz ungünstiger Witterung schon so früh mit dem Brüten zu beginnen? Liegt es auch hier daran, daß die Brutperiode mit der Zeit des höchsten Nahrungsangebotes zusammenfällt? Sollten wirklich im zeitigen Frühjahr in den kalten Fließgewässern, wenn noch Eis und Schnee zeitweilig die Wasserflächen, Ufer und Steine bedecken, für die Wasseramseln die günstigsten Nahrungsbedingungen bestehen?

Meines Wissens haben bisher nur Haempel, Schuster und Creutz zu dieser Frage Stellung genommen. Nach Haempel (1924) ist sowohl im Winter wie im Frühjahr „die Kleintierfauna in ihrer Entwicklung noch weit zurück, die Nahrung muß

daher, zumal das Nahrungsbedürfnis der Jungen ein großes ist, mit Fischen gedeckt werden, wofür sich die junge, noch hilflose Salmonidenbrut besonders eignet. Erst im Sommer, wenn die niedere Fauna zur vollen Entwicklung gelangt ist, bildet diese wieder die Hauptnahrung."

Haempel stellt also fest, daß auch bei der Wasseramsel die Brutzeit in der Zeit günstiger Ernährungsbedingungen liegt, nämlich dann, wenn junge Forellen vorkommen. Wie meine Untersuchungen ergaben, waren Jungfische aber sehr selten in der Nestlingsnahrung zu finden. Der frühe Brutbeginn kann also nicht durch das Vorkommen von Jungfischen bedingt sein.

Schuster (1953) urteilt: „Der Zeitpunkt des Brutablaufs bei der Wasseramsel scheint mir ein deutlicher Beweis dafür zu sein, daß die Theorie, wonach das Brutgeschäft der Vögel zeitlich stets so liege, daß zur Zeit der Jungenaufzucht ein Maximum an Nahrung zur Verfügung stehe, keineswegs allgemeingültig ist. Niemand wird behaupten wollen, daß sich zur Zeit der Jungenaufzucht der Wasseramsel, d. h. Anfang bis Ende April, das Leben der niederen Wassertierwelt in unseren, zu dieser Zeit noch eiskalten Gebirgsbächen zur vollen Höhe entwickelt habe. Die Aufzucht der ersten Brut der Wasseramsel fällt also in eine relativ nahrungsarme Zeit."

Schuster nimmt also an, daß die gesamte Tierwelt im zeitigen Frühjahr noch nicht entwickelt sei und daß zu dieser Zeit ein Minimum an Nahrung bestehe. Wenn aber die Aufzucht der ersten Brut in eine nahrungsarme Zeit fallen soll, wie ist es dann zu erklären, daß nach allgemeinen Feststellungen die Gelege der ersten Brut deutlich mehr Eier aufweisen als die der Zweit- und Ersatzbruten?

Creutz (1966) bemerkt zur Frage des frühen Brutbeginns bei *Cinclus*, daß auf milde Winter ein früher, auf harte ein verzögerter Brutbeginn folge. Der Brutbeginn sei also „witterungsbedingt und kaum — wie bei anderen Vogelarten — von Ankunft, Nahrung oder anderen Faktoren abhängig". Umgekehrt wie Schuster ist Creutz der Ansicht, daß während der gesamten Brutzeit und „selbst bei sehr frühen Bruten kaum Nahrungssorgen bestehen", das heißt, daß nach seiner Meinung in dieser Jahreszeit stets ausreichend Beutetiere vorhanden sind.

Zweifellos hat die Witterung eine direkte Wirkung auf den Beginn der Brutzeit. Ist dieser Einfluß aber so wesentlich? Kann sie nicht vielmehr nur den Beginn des Nestbaues und der Eiablage in bestimmten Grenzen verschieben? Schließlich lassen sich Wasseramseln, wenn nicht gerade sehr strenger Frost oder hoher Wasserstand herrschen, von dem Wetter (Schnee, Regen) nicht abhalten, ihr Nest fertigzustellen und ihre Eier zu bebrüten. Wegen dieser „Wetterfestigkeit" gegenüber der Ungunst des Nachwinters erscheint uns gerade *Cinclus* als eine Vogelart, die relativ unabhängig von den Einflüssen meteorologischer Faktoren lebt. Offenbar steht der frühe Beginn der Brutperiode primär mit einem oder mehreren anderen Faktoren in Beziehung.

Zusammenfassend kann man sagen, daß zur Frage des frühen Brutbeginnes bei *Cinclus* exakte Angaben fehlen. Vor allem ist ein Vergleich zwischen der genau ermittelten Aufzuchtszeit der Nestlinge (Zeit des größten Nahrungsbedarfes) und dem zu dieser Zeit in den Rheobiotopen vorkommenden Bestand an Nahrungstieren notwendig unter Berücksichtigung der gesamten Metamorphose dieser Organismen.

(2) Aufzuchtszeit und Führungszeit

Durchschnittlich betragen die Aufzuchtszeit 20 (18—29) und die Führungszeit etwa 14 Tage (Creutz 1966). Zur Ermittlung der Lage dieser Zeiten im Jahreslauf wurden von 1965 bis 1970 die Wasseramselnester im Untersuchungsgebiet gesucht und Anzahl und Alter der Nestlinge (Schlüpftermin, Gewicht und Flügellänge) festgestellt. Insgesamt konnten 550 Nestlinge in diesen Jahren im Untersuchungsgebiet kontrolliert werden (Abb. 37). Nach einem Maximum am 20. 4. (1. Brut) steigt die Zahl der vorkommenden Nestlinge am 2. 5. auf den höchsten Wert von fast 210 (Ersatzbruten, gewöhnliche Einzelbruten). Nach einem Rückgang bis zum 24. Mai folgt ein weiterer Anstieg bis zum 5. 6. (Höhepunkt der 2. Brut). Die gesamte für diese Jahre ermittelte Breite der Aufzuchtszeit reicht vom 29. 3. bis 4. 7. Die Führungszeit erstreckt sich entsprechend etwa von Mitte April bis Mitte Juli.

(3) Zu den Halsringuntersuchungen und Benthosanalysen

Diese Untersuchungen ergaben, daß die Nestlingsnahrung entsprechend dem Angebot des Benthos aus verschiedensten Beutetieren, die in unterschiedlichen Entwicklungsstadien auftraten, bestand. Die in Beutetiergruppen geordneten Anteile an Larven, Puppen und Imagines wurden bereits eingehend erläutert.

Durch die dargelegten Untersuchungsergebnisse ist bewiesen, daß zur Aufzuchtszeit der Wasseramseln keinesfalls Nahrungsarmut in den Fließgewässern herrscht, wie es Haempel und Schuster angeben, sondern ein sowohl an Arten als auch an Entwicklungsstadien mannigfaltiges und zumindestens an Menge ausreichendes Nahrungsangebot zur Verfügung steht.

(4) Vergleich mit den Entwicklungsstadien der Beutetiere im Frühling

Für einen Vergleich der gesamten Aufzuchtszeit der Nestlinge mit den zu dieser Zeit in den Rheobiotopen vorkommenden Beutetierstadien steht zunächst eine Versuchsreihe von Illies (1971) zur Verfügung (Abb. 37). In einem Glashaus, das über dem Breitenbach errichtet wurde, konnten regelmäßig die schlüpfenden Imagines der Wasserinsekten gezählt werden. Nach Mitteilung von Illies (mdl.) dürften die am Breitenbach (einem kleinen Nebengewässer der Fulda im Norden des Untersuchungsgebietes) festgestellten Flugzeiten für unser Gebiet allgemeine Gültigkeit haben.

Zuerst traten Ende April die Plecopteren in größerer Zahl auf und erreichten einen Monat später den Höhepunkt ihrer Flugzeit. Ende Mai nahm die Zahl der Trichopteren-Imagines rasch zu. Erst in der zweiten Julihälfte erschienen die Ephemeropteren in großer Zahl. Die Flugzeiten dieser drei Insektenordnungen folgen also regelmäßig aufeinander.

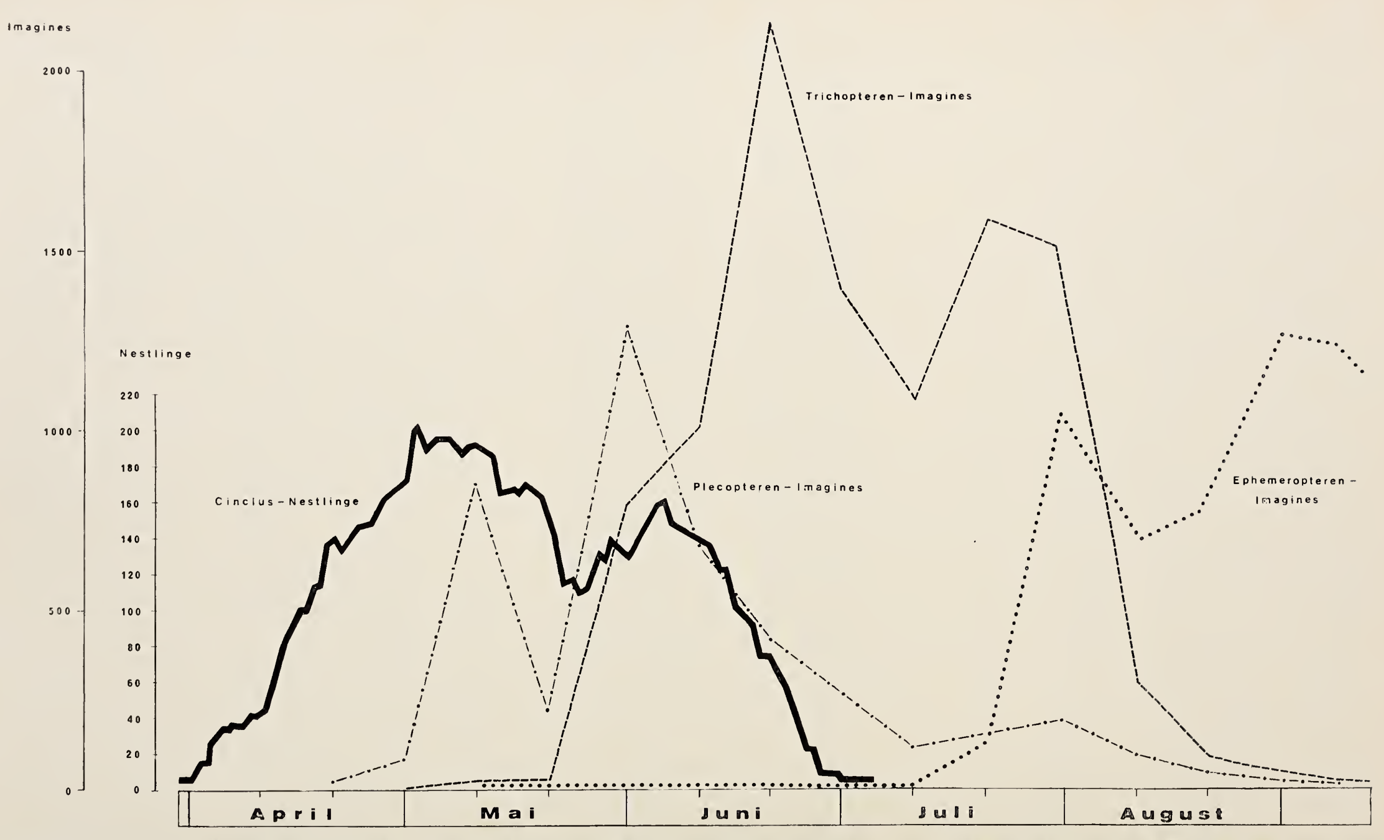


Abb. 37: Die Nestlingszeit von 550 Wasseramseln im Untersuchungsgebiet 1965—70 in Beziehung zu den Flugzeiten von drei Insektenordnungen am Breitenbach/Fulda (Flugzeiten nach Illies 1971).

Sehr deutlich zeigt Abbildung 37 wie die gesamte Breite der Aufzuchtszeit der Wasseramseln dieser Folge der Flugzeiten vorangestellt ist. Schon Ende März wurden die ersten und Anfang Mai die meisten Nestlinge gefunden. Weiterhin nahm die Zahl der Nestjungen während der Zeiten maximalen Auftretens von Imagines eher ab als zu. So entspricht dem zahlreicheren Vorkommen von Steinfliegen Ende Mai—Anfang Juni nur ein kleiner Anstieg der Nestlingszahl. Während der gewaltigen Zunahme der Köcherfliegen und ihrer Hauptflugzeit nahm die Zahl der Nestlinge rasch ab. Das zeigt, daß offenbar die Aufzuchtszeit von *Cinculs* nicht der Flugzeit der Hauptnahrungstiere, sondern der vorangegangenen Entwicklungsphase zugeordnet ist.

Diese Feststellung wird durch den Vergleich mit Angaben der allgemeinen Flugzeiten dieser Insekten aus der Literatur bestätigt. Die gesamte Breite der Aufzuchtszeit von *Cinclus* liegt nicht im Zeitraum der Flugzeiten dieser Insekten, im Juni bis August, sondern früher (Abb. 38). Sie umfaßt bei vielen Insekten noch die Endphase des Larvenstadiums, das Subimaginalstadium der Ephemeropteren, das Puppenstadium der Trichopteren und reicht schließlich in die Flugzeit vieler Arten hinein.

Da das Maximum der Nestlingszahl schon am 2. Mai erreicht war, scheint also die Ernährung der Wasseramsel mehr auf die schlüpfbereiten älteren Larven ausgerichtet zu sein als auf die Imagines.

(5) Diskussion des Ergebnisses

Erst durch eine für unsere Gewässer auch in quantitativer Hinsicht ausreichende Übersicht des jahreszeitlichen Wechsels der Tierbestände in den Rheobiozönosen wird es möglich sein, die hier gestellte Frage nach dem Nahrungsangebot endgültig zu beantworten. Die Ergebnisse der mir vorliegenden limnologischen und entomologischen Untersuchungen weisen aber darauf hin, daß sehr wohl im April — Juni zur Aufzucht der Wasseramselnestlinge günstige Ernährungsbedingungen bestehen.

Nach Wesenburg-Lund (1943) kommen im Frühling im Bachbett zu Tausenden Köcherfliegen, Eintagsfliegen, Perliden, Käfer, Schlupfwespen und Bachmücken vor. Sie lassen sich unter den blanken Steinen nieder, über die das Wasser schäumend dahinstürzt.

Schon Herrmann (1893) fand selbst in stärksten Wintern massenhaft Insekten im Schlamm und in dem gefallenen Laub in den Bächen. Sammlern von Trichopterenlarven ist bekannt, daß sie im Frühjahr, wenn das Wasser noch sehr kalt ist, den größten Fangerfolg haben. So wies Kremlitschka (1969) darauf hin, daß im Frühjahr die Köcherfliegenlarven „massenhaft vorkommen". Auch Klaas (1952 a) stellte reichliches Vorkommen von Köcherfliegenlarven in den Wintermonaten fest. Das selbst in strengen und langen Wintern ununterbrochene von Witterungseinflüssen unabhängige Wachstum der Steinfliegen im Oberlauf der Fließgewässer wird durch den außerordentlich niedrigen „Entwicklungsnullpunkt" (Friederichs) dieser Insektengruppe erklärt.

Im Sommer bis in den Herbst sind viele Insektenlarven zwar zahlreich, aber als sehr kleine Larvenstadien im Gewässer zu finden. Erst im Winter

E

Ephemera danica
Oligoneuriella rhenana
Epeorus sylvicola
Rhithrogena spec.
Ecdyonurus venosus
Ecdyonurus insignis
Ecdyonurus submontanus
Siphlonorus spec.
Baetis rhodani
Baetis vernus
Habroleptoides modesta
Ephemerella ignita
Ephemerella krieghoffi

T

Rhyacophila nubila
Rhyacophila septentrionis
Rhyacophila tristis
Glossosoma boltoni
Plectrocnemia conspersa
Hydropsyche spec.
Odontocerum albicorne
Anabolia nervosa
Stenophylax luctuosus
Stenophylax nigricornis
Drusus annulatus
Drusus discolor
Silo nigricornis

I II III IV V VI VII VIII IX X XI XII Monate

Abb. 38: Gesamte Aufzuchtszeit der Wasseramsel-Nestlinge im Untersuchungsgebiet 1965—70 in Beziehung zu den Entwicklungsstadien nachgewiesener Beutetiere (Ephemeropteren E, Trichopteren T).
Angaben der Flugzeiten nach Ulmer (1909) und Schoenemund (1930). Durchgezogene Linien = Larvenstadien, punktierte Linien = Puppenruhe der Trichopteren, gestrichelte Linie = umgrenzt die Gesamtbreite der Aufzuchtszeit der Nestlinge.

und Frühjahr, gegen Ende der Larvenzeit, wachsen sie zu großen Larven heran („Nymphen" bei Ephemeropteren nach Lamarck). Jetzt enthalten sie die meisten Nährstoffe und stellen die beste Nahrung für die Konsumenten wie Fische und Wasseramsel dar. Nach Ulmer (1925) schreiten die Köcherfliegenlarven zur Verpuppung, wenn sie sich „einen tüchtigen Fettkörper zugelegt haben". Ulmer kennzeichnet die „reiche Entwicklung der Fauna in den Winter- und Frühlingsmonaten" sehr treffend: „alle echten Bachbewohner sind stenotherme Kaltwassertiere, sie fressen und wachsen im Winterwasser mindestens ebensogut wie in der warmen Jahreszeit, und auch oder gerade im Winter enthält der Bach genügend Nährstoffe. — In den Sommermonaten ist die Menge der Larven und Puppen viel geringer und weniger auffällig, weil die meisten Arten ausgeschlüpft sind und nur ihre Eier und jugendlichen Stadien im Bache sich finden. Dazu kommt noch, daß diese jugendlichen Stadien oft gar nicht auf den mehr oder weniger nackten Steinen sich aufhalten, wo sie später leben, sondern in den Algen- und Moospolstern, von wo sie dann später auswandern". — Im Winter bauen die Hydropsychiden meistens keine Gespinste, im Sommer dagegen sehr kunstvolle. Ob die Wasseramsel diese im Winter deshalb leichter erbeuten kann?

Die Puppen der Trichopteren sind wie die älteren Larven von den Vögeln sehr begehrt, aber am schwierigsten zu erlangen. Alle Trichopterenlarven in unseren Gewässern bauen Puppengehäuse und heften sie an Steinen fest. Oft findet man viele vergesellschaftet an der Unterseite der Steine (z. B. *Stenophylax* in unseren Gebirgsbächen) und in kaum erreichbaren Bezirken des Interlithals.

Für die nahrungssuchende Wasseramsel ist das Verhalten der Organismen je nach den Änderungen der exogenen und endogenen Faktoren von großer Bedeutung. Je nach den Schwankungen der Wassertemperatur, der Strömung und Lichtstärke verkriechen sich manche Benthosbesiedler in den Bewuchs der Steine und in Schlupfwinkel oder sie kommen gerade dann aus diesen hervor. Ein sehr großer Vorteil für die Nahrungssuche im Frühjahr ist die Änderung im Verhalten der Larven. Zur Verwandlung streben sie nun zum Licht hin (positive Phototaxis) und gelangen zur Wasseroberfläche. Hier schlüpft aus den an auffälligen Stellen (Wasseroberfläche, herabhängenden Zweigen, aus dem Wasser ragenden Pflanzen und Steinen) befindlichen Larven der Ephemeropteren die Subimago, aus den durch ihre großen und dunklen Flügelscheiden kenntlichen alten Plecopterenlarven die Imago und aus der im Wasser freibeweglichen Entwicklungsphase der Trichopteren das flugfähige Endstadium. Durch Wartejagd hat es die Wasseramsel sicher sehr leicht, alle diese nährstoffreichen Umwandlungsstadien der Reihe nach zu erlangen.

Die Imagines der Nahrungstiere sind durch Auflesen und Warteflugjagd schnell zu fassen. Sie stellen zwar eine nährstoffarme Nahrung dar, aber sie

kommen zeitweise in großen Mengen vor. Besonders die in Kopula befindlichen Tiere wie auch die zur Eiablage an die Wasseroberfläche kommenden Weibchen (größer als Männchen) werden unschwer erbeutet.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß während der Zeit der Fütterung der Wasseramselnestlinge aus folgenden Gründen *sogar optimale Nahrungsbedingungen* in der Rheobiozönose des Rhithrals bestehen:

Verschiedenste Nahrungstiere kommen vor (Artenreichtum). —

In dieser Zeit stehen verschiedene Entwicklungsstadien der unterschiedlichsten Arten zur Verfügung (ältere Larven-Puppen-Subimagines-Imagines). Besonders die schlupfreifen Larven sind nährstoffreich. Die Altvögel haben Auswahlmöglichkeit je nach Alter der Nestlinge. —

Viele Nahrungstiere sind jetzt am leichtesten zu erbeuten (am Ufer und der Wasseroberfläche erscheinende und schlüpfende Tiere).

b) *Zusammensetzung der Nahrung im Laufe des Jahres*

Die dargelegten Ergebnisse der verschiedenen und zu allen Jahreszeiten durchgeführten Untersuchungen ermöglichen eine erste allgemeine Übersicht des jahreszeitlichen Wechsels in der Ernährung der Wasseramsel (Abb. 39). Die Angaben beziehen sich auf das Untersuchungsgebiet, dürften aber im großen und ganzen für Mitteleuropa und vielleicht für das Gesamtareal von *Cinclus cinclus* zutreffen.

November—März

Die Nahrung ist im Winter im Vergleich zu den anderen Jahreszeiten artenarm. Meistens überwiegt *Gammarus* spec., besonders bei Vögeln, die im Potamal und in kleineren Nebengewässern mit geringem Gefälle überwintern. Manche Wasseramseln verbringen die kalte Zeit an schnellfließenden, eisfreien Gewässerstrecken des Rhithrals. In ihrer Nahrung können zeitweilig Trichopterenlarven sowie auch Fische und Mollusken zahlreicher enthalten sein. Die heranwachsenden Larven der Trichopteren, Plecopteren und Ephemeropteren machen im Januar und Februar einen immer größer werdenden Anteil der Wasseramselnahrung aus. Die Speiballenanalysen zeigten aber deutlich, daß die Trichopteren nur streckenweise die Hauptnahrung bilden. Dominierende Beutetiere im Winter sind im allgemeinen die mit einem unverdaubaren Außenskelett ausgestatteten Gammariden. Die Wasseramseln gewinnen ihre Beute fast nur durch Tauchjagd.

April—Juni

In diesem Jahresabschnitt liegt die Aufzuchtszeit, die Periode größten Nahrungsverbrauchs. Offenbar besteht eine Korrelation derart, daß der erhöhte Bedarf nur jetz quantitativ und qualitativ befriedigt werden kann, weil in dieser Phase ausgewachsene nährstoffreiche Larvenstadien neben ver-



Abb. 39: Jahreszeitlicher Wechsel in der Zusammensetzung der Nahrung der Wasseramsel

Der durchschnittliche Anteil der Hauptnahrungstiere nach Magen-, Speiballen- und Halsringuntersuchungen sowie Freilandbeobachtungen. — ELa Ephemeroptera-Larven, Elm Ephemeroptera-Imagines, Ple Plecoptera, Col Coleoptera, Tri Trichoptera, Dip Diptera, Gam *Gammarus* spec., Mol Mollusca, Pis Pisces. — Schwacher Balken: selten bis gelegentlich erbeutet; mittlerer Balken: regelmäßig in geringer Zahl; starker Balken: zahlreich bis häufig.

schiedenen Umwandlungsstadien sowie vielen Imagines vorkommen. Menge und Vielfalt kennzeichnen das Nahrungsangebot. Der Fang der Beutetiere ist deshalb, aber auch wegen der jetzt hohen Vitalität und zeitweiligen positiven Phototaxis mancher Stadien, leicht möglich und außergewöhnlich erfolgreich. Weichhäutige Organismen, insbesondere die Larven und Imagines der Ephemeropteren, die Larven der Trichopteren und Dipterenimagines sind Hauptnahrungstiere.

Juli—Oktober

Das Nahrungsangebot ist weiterhin artenreich. Aber die Anzahl der typischen Fließwasserorganismen nimmt allmählich ab, weil die meisten Larven geschlüpft sind und die Imagines nach der Eiablage absterben. Diese Endstadien der Metamorphose sind zu ihren Flugzeiten zwar häufig, stellen

aber eine nährstoffarme Nahrung dar. Dafür ist die Fauna der Ufer reich entwickelt. Von den Bäumen fallen viele Insekten herunter. Auch aus den benachbarten Ökosystemen gelangen manche biotopfremde Arten an die Ufer oder treiben im Wasser. Bei Trockenheit im Sommer kommt es zu schweren Schädigungen der Gewässerfauna. Viele Organismen verkriechen sich und sind dann für die nahrungssuchenden Vögel unerreichbar. Aber der teilweise freiliegende Gewässerboden begünstigt den Fang, und die sich in Rinnsalen in der Mitte des Flußbettes sammelnden Organismen können viel leichter als sonst erbeutet werden. Im allgemeinen dürften viele kleine und weichhäutige Imagines, insbesondere Dipteren, daneben aber auch Käfer zu den häufigen Beutetieren gehören. Der Fang ist durch Warteflugjagd, Ablesen von Steinen, Ufer und Wasseroberfläche leicht möglich. Diese Bedingungen sind nun gerade für die selbständig gewordenen Jungvögel und die mausernden Vögel günstig.

Wie ändern sich die Anteile der Wasser- und Lufttiere in der Nahrung von *Cinclus* im Laufe des Jahres?

Unter Lufttieren sollen hier alle Organismen verstanden werden, die sich im Luftraum befinden, also auf Steinen, die aus dem Wasser ragen, am Ufer, auf der Vegetation sowie über dem Wasser und Ufer bis in die Höhe der Baumwipfel. Dazu werden auch die Tiere gezählt, die sich auf der Wasseroberfläche aufhalten oder ins Wasser gefallen sind und von der Strömung verfrachtet werden. — Wassertiere leben im Wasser, meistens im Benthal.

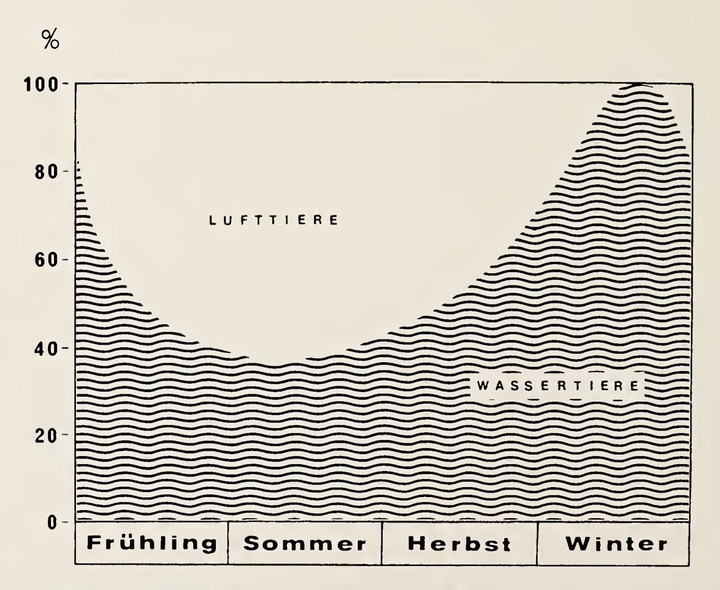


Abb. 40: Schema der Volum-Anteile (in %) von den im Wasser und an der Luft (auf herausragenden Steinen, am Ufer und im Luftraum über dem Wasser und Ufer) erbeuteten Tieren in der Nahrung der Wasseramsel im Jahreslauf.

Im Sommer ist die Hauptflugzeit der Wasserinsekten (Juni—August, Abb. 38). Der Bestand der Benthostiere nimmt ab. Bald sind die meisten Insektenlarven geschlüpft. Die Eilarven der neuen Generation sind noch klein. Vom Land her kommen aber manche Tiere zum Ufer (Abb. 40).

Durch den niedrigen Wasserstand im Sommer ist der Uferbiotop erheblich vergrößert worden und veranlaßt die Vögel vorwiegend hier ihre Beutetiere zu suchen, während er im Winter durch den hohen Stand des Wassers sehr schmal und bei Hochwasser völlig überflutet werden kann. Dann sind die Wasseramseln oft längere Zeit wegen Schnee und Frost völlig auf Wasserorganismen angewiesen. Lufttiere fehlen — von Ausnahmen abgesehen — dann ganz. — Der Wechsel von der überwiegenden Ernährung mit Wassertieren zur vorwiegenden Nahrung aus Lufttieren erfolgt offenbar im Frühling rascher als der umgekehrte Vorgang im Herbst, weil Wasseramseln aus den Winterrevieren in ihre Brutreviere übersiedeln und die Umwandlung vieler Wasserinsektenlarven rasch einsetzen kann, wenn die kalte Winterwitterung plötzlich in eine warme Wetterperiode übergeht.

III. Das Nahrungsschema der Wasseramsel

1. Ursachen der unterschiedlichen Untersuchungsergebnisse

Die Beutetierlisten der einzelnen Untersuchungen weisen deutliche Unterschiede auf. Als Ursachen kommen folgende Faktoren in Betracht:

a) *Art der Untersuchungsmethoden*

Speiballen und Magen enthielten vorwiegend Reste hartschaliger Beute. Die Halsringproben bestanden fast ausschließlich aus weichhäutigen Beutetieren. Sichtbeobachtungen wiesen auf überwiegend weiche und kleine Nahrungstiere hin, erbrachten aber ungenaue Beutetierlisten. Bei der Fütterung gekäfigter Wasseramseln wurden sowohl weiche als auch harte Beutetiere verzehrt. Auch die wenigen Beutetierlisten aus der Literatur unterscheiden sich erheblich. In Collinges Übersicht (1924—1927) der Nahrung von 14 Wasseramseln fehlen die im Benthos häufigen weichhäutigen Organismen, woran man schon erkennen kann, daß die Ergebnisse von Magenanalysen stammen. Entsprechend gründen die Angaben von Staats v. Wacquant-Geozelles (1895), wie fast alle älteren Feststellungen über die Wasseramselnahrung auf Untersuchungen des Mageninhaltes. Bei ihm wie bei den anderen Autoren — selbst bei der umfangreichsten Untersuchung des Mageninhaltes der Wasseramsel von Vollnhofer (1906) — sind insbesondere die Ephemeropterenarten und Plecopteren nicht oder in geringem Anteil vertreten. Die Halsringuntersuchungen C. Königs (briefl.) zeigen ebenso wie die eigenen Feststellungen eine völlig andere Zusammensetzung

der Wasseramselnahrung als die Speiballen- und Magenanalysen, nämlich zu 70 % Larven der Eintags- und Steinfliegen.

b) *Änderungen im Bestand der Beutetiere*

Die Zusammensetzung der Rheobiozönosen zeigt im Gegensatz zu denen der terrestrischen Ökosysteme über mehrere Jahre hin größere Konstanz. Deshalb sind auch Schwankungen in der Ernährung der Wasseramseln von extremen Trocken- und Feuchtjahren abgesehen — im Vergleich zwischen den Jahren nicht so erheblich wie bei Vogelarten in Landbiotopen.

Dagegen war aber ein ausgeprägter jahreszeitlicher Wechsel im Nahrungsangebot festzustellen, der vor allem durch den Entwicklungszyklus vieler Nahrungstiere bedingt war. Entsprechend variierte die Nahrungszusammensetzung. So zeigte sich der Beginn der Flugzeiten der Wasserinsekten sogleich im Vorkommen der Imaginalstadien in der Nahrung der Wasseramseln.

c) *Verschiedene Nahrungsräume*

Die Wasseramseln jagen in drei verschiedenen Lebensräumen. Deshalb findet man auch verschiedene Arten von Land- und Wassertieren in der Nahrung. Wichtigster und unentbehrlichster Nahrungsraum ist der Gewässergrund (Benthal) mit seinem reichentwickleten Benthos. Dies gilt vor allem für den Winter. Vom Frühjahr bis in den Herbst bieten ihnen die Wasseroberfläche, Uferzone und der Luftraum verschiedenste Nahrung. Glogers (1834) Feststellung, daß *Cinclus* nur selten einmal am Ufer Nahrung sucht, ist nicht zutreffend.

d) *Menge und Erreichbarkeit der Beutetiere*

Viele Benthostiere halten sich unter Steinen und in Schlupfwinkeln verborgen und kommen nur bei bestimmten Umweltbedingungen oder zum Schlüpfen hervor. Die Wasseramseln können dann die Beutetiere in Menge und mit Leichtigkeit fangen z. B. bei der Verwandlung zum Imaginalstadium an der Wasseroberfläche oder am Ufer.

e) *Unterschiede durch Alter und Geschlecht der Vögel*

Nestlinge erhalten je nach Alter eine spezifische Sondernahrung, vor allem kleine und zarte Larven und Imagines. Flügge Jungvögel suchen nach dem Ausfliegen zunächst Beutetiere am Ufer und im flachen Wasser. Ob ein Unterschied in der Ernährung einjähriger und mehrjähriger Wasseramseln oder zwischen den Geschlechtern besteht, konnte nicht festgestellt werden.

f) *Nahrungsauslese*

Zur Ernährung der Nestlinge suchen die Altvögel je nach deren Alter selektiv die passenden Beutetiere, indem sie in entsprechenden Gewässerabschnitten jagen und bestimmte Jagdweisen anwenden, um die ge-

rade geeignete Beute zu gewinnen. Daß zunächst kleine und zarte und erst später (etwa vom 7. Lebenstag an) größere und härtere Tiere an die Nestlinge verfüttert werden, dürfte an der festen Beschaffenheit des Außenskeletts der Beutetiere liegen. Deshalb fehlen auch die stark gepanzerten Gammariden, Coleopteren und Mollusken fast völlig in den Halsringproben. Merkwürdigerweise fand ich keine Planarien, Simuliiden- und Chironomidenlarven sowie keine Hirudineen. Auch Eggebrecht (1937) beobachtete das Verzehren von Egeln und gehäuselosen Schnecken durch die Altvögel, ein Verfüttern dieser Tiere an die Nestlinge aber nicht.

Bei der Fütterung von Käfigvögeln konnte ich die Bevorzugung kleiner Nahrungstiere erkennen. Beobachtungen an Altvögeln im Lebensraum weisen auf eine allgemeine Vorliebe für kleinere Organismen, kleine Arten und kleine Altersstadien hin. Kleinste sich bewegende oder unbewegliche Ephemeropterenlarven wurden vom Boden einer flachen Futterschale aufgelesen. Nach Creutz (1966) verzehren Wasseramseln auch Colembolen (Springschwänze), nur etwa 2 mm lange flügellose Urinsekten, die sich mit einer Springgabel vorwärts schleudern. Hoffmann (1955) sah wie *Cinclus* die winzigen nur 1—2 mm langen Imagines der Gnitzen (Ceratopogonidae) von der Oberfläche von Ufersteinen aufnahm. Auch die von Chr. L. Brehm (1856) angegebene Beobachtung von Wasseramseln, die angeblich Fett an einem Mühlrad verzehrt haben sollen, ist wahrscheinlich so zu erklären, daß die Vögel sehr kleine an dem Fett sitzende oder haftende Beutetiere aufgepickt haben. Ob auch der 1—2 mm lange Wasserfloh *(Daphnia pulex)* zu den Nahrungstieren der Wasseramsel gehört, konnte ich nicht eindeutig feststellen. Collinge (1924—1927) und Witherby (1949) führen diese Art in ihrer Nahrungsliste von *Cinclus* an.

Die Käfigvögel bevorzugten deutlich weiche Nahrung, z. B. Larven der Wasserinsekten. Hartschalige Formen wie größere Gammariden fanden erst nach Aufnahme dieser Tiere Beachtung. Auch Braun (1924) stellte bei Käfigvögeln eine entsprechende Nahrungsauswahl fest. Zuerst verzehrten die Vögel die Larven, dann die Gammariden und zuletzt die Fischchen. Die von König (1963) gehaltenen Wasseramseln suchten aus dem dargebotenen Futter ebenfalls zunächst die Trichopteren, danach erst die Gammariden aus. Fische verzehrten sie nur ungern.

Speiballen-Analysen zeigten einen hohen Anteil der Gammariden in der Winternahrung, aber nur geringes Vorkommen in den Ballen aus dem Sommer. Wie ist dies zu erklären? Die Wasseramseln haben im Frühjahr bis Sommer ein reichhaltiges Nahrungsangebot und können eine Auswahl treffen. Sie scheinen weichhäutige Arten zu bevorzugen, z. B. Trichopteren, Spinnen und Egel (nach Reutter, 1899, sogar fingerlange „gewöhnliche Flußegel"). Im Spätherbst und Winter (November—Januar) ist eine Auslese viel weniger oder nicht möglich, weil durch hohen Wasserstand, Vereisung und andere Umstände die versteckt lebenden Tiere von den Vögeln kaum erreicht

werden können. Auch sind manche Wasserinsekten zunächst noch in der Entwicklung und zu klein. So werden in vielen Revieren die Wasseramseln gezwungen sein, die vor allem in kleineren Fließgewässern oft in Massen vorkommenden Gammariden vermehrt zu verzehren. Entsprechend bilden die Vögel auch im Winter die meisten Speiballen.

Bevorzugen die Wasseramseln bei der Nahrungssuche bestimmte Bezirke des Benthals? Diese Frage ist insofern von Bedeutung, weil viele Benthostiere in engbegrenzten Rheomerotopen im Benthal leben. So besiedeln Arten vorzugsweise verschiedene Seiten der Steine im fließenden Wasser. Der Vergleich mit den Beutelisten der Halsringuntersuchung ergab, daß die Wasseramseln Tiere von allen Steinseiten erbeutet haben (Tab. 31). Sie scheinen alle erreichbaren Chorio- und Merotope zu bejagen und versuchen überall mit dem Schnabel in das Inter- und Hypolithal vorzudringen.

Tabelle 31: Organismen, die im fließenden Wasser vorwiegend auf bestimmten Seiten der Steine leben (nach Geijskes 1935, aus Ambühl 1959). x = in HR-Proben nachgewiesen.

Vorderseite und Oberseite der Steine		Der Strömung abgekehrte Seite und Unterseite der Steine	
Baetis-Larven	x	*Planaria* und *Polycelis*	
Taeniopteryx-Larven	x	*Rhyacophila*-Larven und -Puppen	x
Synagapetus-Larven und -Puppen		*Hydropsyche*-Puppen	
Tinodes-Larven und -Puppen		*Odontocerum*-Puppen	
Hydropsyche-Larven	x	*Stenophylax*-Puppen	
Rheotanytarsus-Larven und -Puppen		*Rhithrogena*	x
Orthocladiinae-Larven und -Puppen		*Ecdyonurus*	x
Simulium-Larven und -Puppen		Perlidae-Larven (Nemuridae)	

2. Wesentliche Kennzeichen des Nahrungsschemas

Alle Feststellungen über die Nahrung der Wasseramsel aus den verschiedenen Jahreszeiten ermöglichten einen Einblick in den Jahresgang der Ernährung, der eine Verschiebung des Nahrungsspektrums aufweist. Die folgende allgemeine Zusammenfassung der Nahrungsanteile zur Gesamtnahrung von Cinclus hat den Charakter einer Übersicht, die die wesentlichen Eigenheiten des Nahrungskreises dieser Art als Schema darzustellen versucht.

a) *Weites Nahrungsspektrum*

Kennzeichnend für die Ernährung der Wasseramsel ist das weite Nahrungsspektrum. Alle erreichbaren Kleintiere werden verzehrt. Ein typisch

polyphages Merkmal ist die Erbeutung von zufällig in den Lebensraum des Fließgewässers geratenen biotopfremden Tierarten, wie z. B. Insektenimagines, die im Vorbeifliegen ins Wasser gefallen waren und von den Vögeln aufgelesen wurden.

Überschaut man alle in der Literatur verstreuten Beutetierlisten und die eigenen festgestellten Nahrungstiere, so reicht das Nahrungsbild von *Cinclus* vom Tierstamm der Würmer (Turbellaria bis Clitellata), über den artenreichen Stamm der Gliederfüßler (Crustacea, Arachnida, Diplopoda, Chilopoda und Insecta), die Weichtiere (Gastropoda und Bivalvia) bis zu den Wirbeltieren (Pisces und Amphibia). Dazu gehören Wasser- und Lufttiere, kleinste (etwa 1 mm lang) und größere (wenige cm lang), weichhäutige und hartschalige Formen.

b) *Vorzugs- und Hauptnahrung*

Bestimmte Nahrungstiere besitzen eine besondere Bedeutung in der Ernährung der Wasseramsel, was ich bei der Fütterung der Käfigvögel feststellen konnte. Fehlen diese Beutetiere, so kümmern die Vögel und gehen zugrunde. Stehen ihnen diese in frischem Zustand und in ausreichender Menge zur Verfügung, lassen sich Wasseramseln längere Zeit im Käfig halten.

Zu dieser notwendigen V o r z u g s n a h r u n g gehören: die Larven der Wasserinsekten, vor allem Ephemeroptera, Plecoptera und Trichoptera. Auch die Imagines dieser Insektenordnungen sind begehrt, ebenso die der Dipteren. Eine besondere Vorliebe haben die Wasseramseln für die großen Trichopterenlarven aus Röhrenköchern, die eine dünne Haut und hohen Nährstoffgehalt aufweisen.

Unter der H a u p t n a h r u n g werden diejenigen Nahrungstierarten zusammengefaßt, die in der Natur am häufigsten erbeutet werden. Außer den genannten Insektenordnungen gehören vor allem die Bachflohkrebse *Gammarus* spec. dazu sowie verschiedene Wasserkäfer, Wasserassel *(Asellus aquaticus)*, Flußnapfschnecke *(Ancylus fluviatilis)*, verschiedene Wurmarten (Egel) u. a. Die Köcherfliegenlarven bilden in vielen Revieren auch in quantitativer Hinsicht die Grundlage der Wasseramselnahrung.

c) *Gelegenheits- und Nebennahrung*

Als Beikost, Gelegenheits-, Neben- und Verlegenheitsnahrung kann man solche Nahrungstiere bezeichnen, die nicht regelmäßig erbeutet werden und bei der Fütterung gekäfigter Wasseramseln ohne Schaden weggelassen werden konnten. Dazu gehören alle Landtiere z. B. Tausendfüßler (Myriopoda), Heuschrecken (Saltatoria), Ohrwürmer *(Forticula* spec.), Ameisen *(Formica* spec.), Schlammfliege *(Sialis lutaria,* Megaloptera). Ausgesprochene Gelegenheits- oder Verlegenheitsnahrung sind Maikäfer und Spannerraupen (Lepidoptera). Man kann annehmen, daß die Vögel in Notzeiten (z. B. Hochwasser) eher geneigt sind, solche ungewöhnliche Nahrung

zu sich zu nehmen. K. Müller (1880) legte zerschnittene Regenwürmer *(Lumbricus* spec.) zur Zeit einer Überschwemmung ans Ufer und beobachtete, wie diese von Wasseramseln verzehrt wurden. Ob *Cinclus* kleinere Exemplare des Flußkrebses *(Astacus fluviatilis)* erbeutet, ist nicht auszuschließen, da ich auf Steinen liegende Scheren und ganze Krebse in einem besetzten Wasseramselrevier fand. Vielleicht gehören diese Tiere zur Beute mancher „Spezialisten". In der Literatur wird von dem Fund von Krebsteilen in Nahrungsüberresten der Fütterung an einem Wasseramselnest berichtet: „Von einem Krebs war der Kopf und ein Klauen, sogen. Schere, zu finden" (A. Sch., 1912). Auch Fische gehören nicht zur Hauptnahrung der Wasseramsel. Bei der Nahrungssuche am Gewässergrund erlangen die Vögel gelegentlich kleine Koppen *(Cottus gobio)* und Ellritzen *(Phoxinus laevis)*. Im Winter machen Fische einen etwas höheren Anteil der Ernährung von *Cinclus* aus, weil sich die Vorzugsnahrung noch in der Entwicklung befindet, versteckt lebt und hoher Wasserstand oder Vereisung die Jagd auf sie unmöglich machen. Doch kann vor einer Schädigung der Fischzucht keine Rede sein, weil die Wasseramseln nur wenig Fische erbeuten und diese fast alle den beiden genannten Arten angehören. Die Koppe ist als großer Schädling der Nutzfischzucht bekannt. Die Ellritze wird von der Fischerei als unbedeutender Fisch bezeichnet. Da *Cinclus* außerdem viele Insektenarten verzehrt, welche Fischbrut verfolgen, muß man die Wasseramsel als fischereinützlich erklären.

3. Polyphage Ernährungsweise

Das Nahrungsbild der Wasseramsel ist vielseitig und wechselhaft in Anpassung an das jeweilige Nahrungsangebot. *Cinclus* hat eine weite Ernährungsbreite. Im Hauptnahrungsraum, dem Benthal, erbeutet sie im allgemeinen alle häufigen und leicht erreichbaren Organismen zuerst. Eine Nahrungsaufnahme „ohne lange Wahl" (Castner 1899, nach Corti 1959) ist vor allem im Herbst und Winter zu beobachten, im Frühjahr und Sommer kommt Nahrungsauslese bei der Nestlingsfütterung und auch im Hinblick auf Sklerotisierung und Größe der Beutetiere vor. Das gesamte Nahrungsbild kennzeichnet die Wasseramsel als polyphage Tierart bei ausschließlich tierischer Nahrung.

IV. Nahrungssystem und Nahrungskonkurrenz

Dem abstrakten Nahrungsschema der Wasseramsel liegt ein komplexes Wirkgefüge zahlreicher Nahrungsbeziehungen, ein Nahrungssystem, zugrunde. In Abbildung 41 sind die häufigsten Nahrungstiere von *Cinclus* in ihrem biozönotischen Konnex und die Konkurrenz mit Fischen dargestellt. Die Koppe *(Cottus gobio)* wurde am häufigsten von allen Fischarten in der

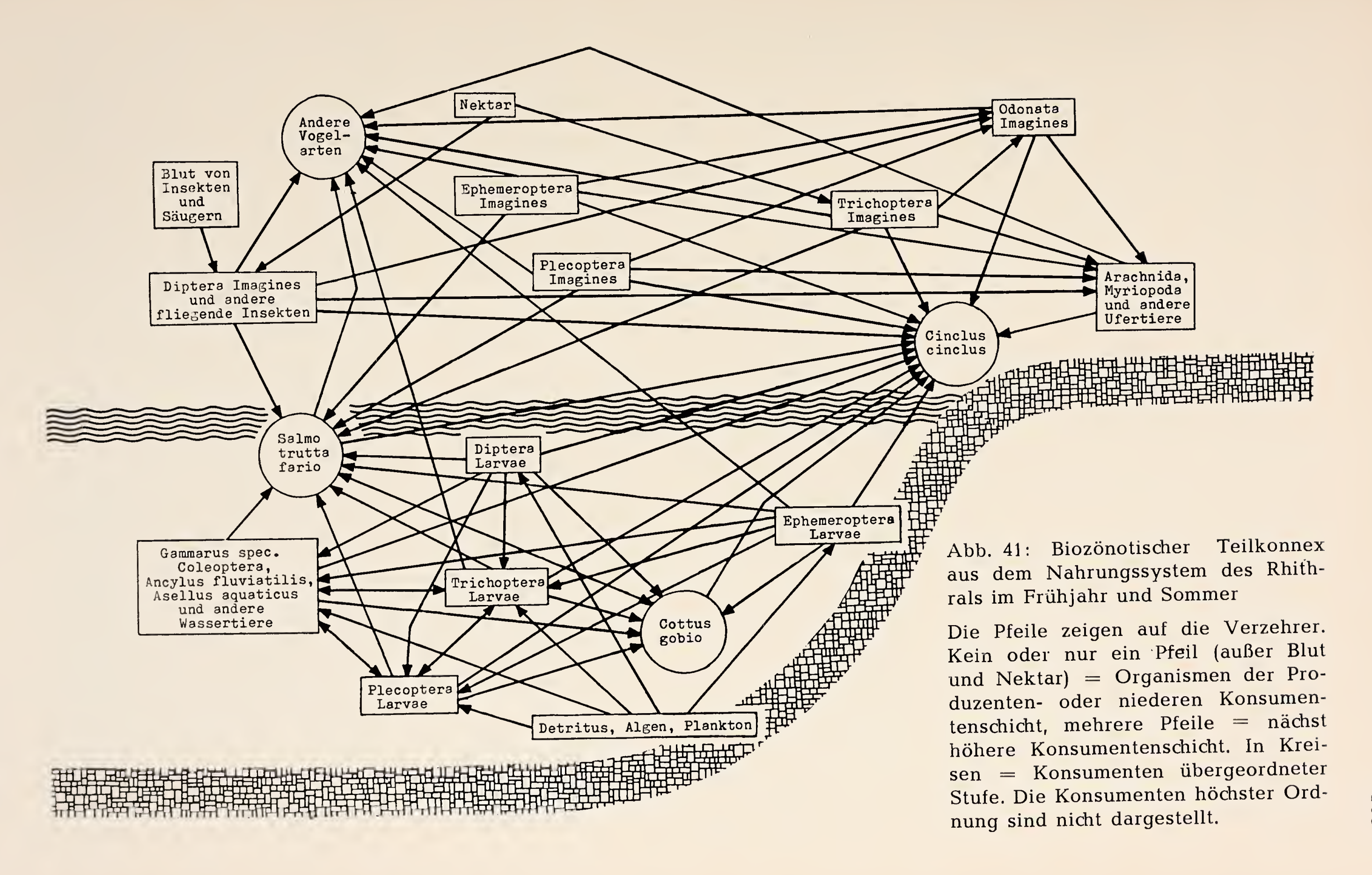


Abb. 41: Biozönotischer Teilkonnex aus dem Nahrungssystem des Rhithrals im Frühjahr und Sommer

Die Pfeile zeigen auf die Verzehrer. Kein oder nur ein Pfeil (außer Blut und Nektar) = Organismen der Produzenten- oder niederen Konsumentenschicht, mehrere Pfeile = nächst höhere Konsumentenschicht. In Kreisen = Konsumenten übergeordneter Stufe. Die Konsumenten höchster Ordnung sind nicht dargestellt.

Wasseramselnahrung nachgewiesen, die Bachforelle *(Salmo trutta fario)*, der bedeutendste einheimische Nutzfisch fließender Gewässer, nur sehr selten. Die Pfeile bezeichnen die Nahrungsbeziehungen derart, daß sie auf den Verzehrer hinweisen und somit den energetischen Aspekt verdeutlichen.

Die Nahrungsbeziehungen im Gewässer können von den Produzenten über niedere Konsumenten bis zu den Nahrungstieren der Wasseramsel verfolgt und als Nahrungskette bezeichnet werden. Sie sind mannigfach miteinander verbunden. So dienen die Larven der Ephemeropteren, Plecopteren und Trichopteren sowohl den Wasseramseln als auch den Fischarten neben anderen Organismen als Hauptnahrung. Es ergibt sich die Frage, ob diese Konsumenten gleicher Stufe in starker Konkurrenz miteinander stehen und ob insbesondere *Cinclus* als gefährlicher Nahrungskonkurrent der Nutzfische zu gelten hat.

Cottus ist nach den Angaben Müllers (1952) auch im Sommerhalbjahr zu den fast ausschließlichen Verzehrern von Bodentiernahrung zu rechnen. *Salmo trutta fario* kann die Konkurrenz durch *Cottus* infolge einer größeren Nahrungsbreite ausgleichen und insbesondere zur Flugzeit der Wasserinsekten durch den mengenmäßig großen Anteil der Luftnahrung ergänzen. Die Wasseramsel hat die größte Nahrungsaufnahmepotenz von allen Konsumenten gleicher Stufe im Ökosystem des Fließgewässers (Fische, Bergstelze, Eisvogel, Flußuferläufer, Kleinsäuger u. a.). Dies beruht darauf, daß sie in drei Nahrungsräumen ihre Nahrung sucht. Im Unterschied zur Forelle kann *Cinclus* auch im höheren Luftraum mehrere Meter über dem Wasser und im Biotop des Ufers jagen. Ihre Konkurrenz im Bereich des Benthos kann nicht so bedeutend sein. Auch im Hinblick darauf, daß *Cinclus* in vielen Flußsystemen nur noch verstreut vorkommt, einzeln lebt, gewöhnlich eine größere Gewässerstrecke von 0,5 bis 2 km bewohnt und das Revier gegen eindringende Artgenossen verteidigt, kann der Nahrungsentzug durch diese Vögel im Verhältnis zur großen bewohnten Fläche nicht hoch sein.

Neuere Berechnungen zur Produktivität der Fließgewässer weisen daraufhin, daß die benthische Besiedlung der Fließgewässer im allgemeinen ausreichende und stellenweise bzw. zeitweilig sogar sehr günstige Ernährungsbedingungen für alle zugehörigen Konsumenten höherer Ordnung bietet. Zuweilen treten Benthosorganismen (Ephemeropteren, Trichopteren u. a.) in Massen auf. Gleiß (1954) sieht in allen Feinden sowie in Schmarotzern und Unfällen der Ephemeropteren wichtige Regulatoren des biologischen Gleichgewichts, die die Gewässer „vor einer Überflutung mit Haftlarven" bewahren. Auch muß man bedenken, daß sich die Nahrungsspektren der genannten Konsumenten, soweit es nur das Benthos betrifft, nicht völlig decken. So machen zum Beispiel im Unterschied zur Wasseramselnahrung die Gammariden nach Untersuchungen K. Müllers (1952) im Fuldaoberlauf in der Ernährung der beiden Fischarten nur einen geringen, die Chironomidenlarven aber einen deutlich höheren Anteil aus. Schließlich verhindern die verschiedene Lebensweise und das unterschiedliche Verhalten dieser Tiere bei Nahrungssuche und Beuteerwerb eine gleichgerichtete und einseitige Bejagung des Benthos.

V. Zur Nahrungsethologie

Typische Verhaltensweisen der Wasseramsel im Funktionskreis der Nahrung sind das Tauchen und die Fortbewegung unter Wasser mit Hilfe der Flügel und der Beine über den Gewässergrund, um Beutetiere zu fassen. Im flacheren Wasser verhielten sich die Vögel manchmal ähnlich wie gründelnde Enten, indem sie plötzlich den Kopf tief zum Grund senkten, den Hinterleib aufrichteten und mit heftigen stoßenden Bewegungen — durch Flügelschlagen und Beinbewegungen unterstützt — in die Schlupfwinkel des Benthals vorzustoßen versuchten, in denen sich die Beutetiere befanden.

Man nimmt an, daß *Cinclus* ähnlich wie *Arenaria interpres* Steine durch Unterschieben des Schnabels umwendet. An aufgezogenen Käfigvögeln konnte ich jedoch beobachten, daß sie nie ihren Schnabel unter Gegenstände schoben, sondern stets mit dem geöffneten Schnabel den Gegenstand packten und zu heben versuchten. Größere Steine konnten sie drehen und in ihrer Lage verschieben, kleinere schleuderten sie weg. So verschafften sie sich Zugang zur hypolithischen Fauna, eine beachtliche Erweiterung ihrer ökologischen Nische und ihres Monotops. Man kann vermuten, daß die Wasseramseln auch auf dem Gewässergrund (unter Ausnutzung der Strömung?) Steine verschieben und umwenden können.

Erwerb und Behandlung der Köcherfliegenlarven war bereits Gegenstand einer besonderen Untersuchung (Jost 1972).

G. DISKUSSION DES GESAMTERGEBNISSES

Das Fließgewässer ist ein offenes Ökosystem, in sich nicht einheitlich, ständige und erhebliche Veränderungen der Umweltfaktoren sind kennzeichnend. Vielfalt und Wechsel im Beziehungsgefüge der Umwelt erschweren die Untersuchung der Ökologie und besonders der komplexen Nahrungsbeziehungen (Lenz 1954) der Wasseramsel erheblich.

Die vorliegende Arbeit, die von eigenen Untersuchungen und der Auswertung neuer Ergebnisse der biologischen Fließwasserforschung ausgeht, ist ein Beitrag zur Lösung dieser Aufgabe. Die Ausführungen beziehen sich auf zwei grundlegende Fragenkreise: die Darstellung des allgemeinen Umweltgefüges von *Cinclus* mit Erfassung möglichst aller Faktoren und die qualitative und teilweise quantitative Untersuchung der Nahrung.

Es wurde festgestellt, daß jede einzelne der angewandten Methoden der Nahrungsuntersuchung ihre Nachteile hat und für sich keine Repräsentation der tatsächlich aufgenommenen Nahrung sein kann. Deshalb wurde versucht, durch eine Kombination verschiedener Einzeluntersuchungen ein möglichst umfangreiches Material aus unterschiedlichen Gewässerregionen zu erhalten und diese Ergebnisse miteinander zu vergleichen, um das allgemeine Nahrungsschema zu ermitteln.

In Speiballen und Kot konnten fast nur hartschalige Beutetiere nachgewiesen werden, was zu einer Überschätzung des Anteils dieser Tiere in der Nahrung führen kann. Die Fütterungsversuche ergaben, daß weichhäutige (große und kleine) Nahrungstiere vor sklerotisierten verzehrt wurden. Diese Ergebnisse sind zwar nur mit Vorbehalt auf natürliche Verhältnisse zu übertragen. Halsring-Untersuchungen, Beobachtung der nahrungssuchenden Vögel, die Sammlung von Nahrungsresten (zahlreiche Röhrenköcher der weichhäutigen Trichopterenlarven), die Mageninhalte frisch geschossener Vögel (Vollnhofer 1906) und andere Ergebnisse weisen aber nach, daß eine Bevorzugung weicher Beuteorganismen besteht (Nahrungsauslese allgemeiner Art).

Cinclus verläßt niemals, wie es zum Beispiel bei dem Teichhuhn *(Gallinula chloropus)* zu beobachten ist, den Wasserlauf und dessen unmittelbar angrenzenden Ufersaum, um in den benachbarten Biotopen Nahrung zu suchen. Innerhalb ihres dreigliedrigen Monotop-Monozön-Systems (Wasserlauf, Ufer und über beiden befindlicher Luftraum) hat die Wasseramsel aber ein sehr weites Nahrungsspektrum. Auch *Cinclus* ernährt sich nach dem Prinzip, daß die häufigsten erreichbaren Nahrungsobjekte, die in ihr Nahrungsschema passen, zuerst und am zahlreichsten verzehrt werden.

Die Methode des quantitativen Vergleichs der erbeuteten Nahrung und des Nahrungsmilieus, wie sie Palmgren (1938) fordert, erwies sich als wertvoll. Der Vergleich der selbst ausgeführten Benthosanalysen zur Fütterungszeit in den Brutrevieren mit den Halsring-Untersuchungen erbrachte im Hinblick auf die einzelnen Beutetiergruppen ein relativ geringes Zahlenmaterial, das für detaillierte Aussagen nicht genügt. Doch läßt es die wesentlichen Grundzüge des Nahrungsschemas der Wasseramsel ausreichend erkennen. Die Gewichtsanteile der verschiedenen Beutetiergruppen, wie der gesamte Nahrungsverbrauch von *Cinclus* und deren Vergleich mit der Biomasse der besiedelten Gewässer konnten jedoch nicht ermittelt werden. Eine solche exakte quantitative Nahrungsanalyse der Wasseramsel ist vorerst noch sehr schwierig. Auch heute noch befindet sich nämlich die quantitative Untersuchung der Fließgewässer wegen der unzureichenden Arbeitsmethodik im Versuchsstadium (Albrecht 1959, Schwoerbel 1966). Kürzlich wies Illies (1971) nach, daß alle bisherigen Methoden zur Erfassung der benthischen Besiedlung problematisch sind. Kenntnisse der Biomasse und Produktion der Fließgewässer sind aber für Untersuchungen der relativen Nahrungsmenge der Wasseramsel wesentlich. Deshalb kann auch die Frage der Nahrungskonkurrenz zwischen *Cinclus* und Nutzfischen quantitativ nicht völlig geklärt werden, weil wir das tatsächliche Nahrungsangebot im Gewässer nicht genau kennen. Auch die Fragen der Revierabgrenzung, der verschiedenen Revierlängen und andere bleiben, weil sie offenbar mit dem Nährtierbestand im Gewässer im Zusammenhang stehen, vorerst unbeantwortet.

Die Frage, wie die Wasseramseln als einzige Singvogelgruppe den Lebensraum des strömenden Wassers eroberten und die „amphibische Lebensweise" erworben haben, ist schwer zu untersuchen, weil verwandte Übergangsformen fehlen. Der aufgezeigte hohe Grad der Einpassung in Rheobiotop und Rheobiozönose weist auf einen weit zurückliegenden Prozeß der Einnischung hin. Ihre Differenzierung aus einer ursprünglich reinen Landform scheint vorwiegend eine ernährungstypische Spezialisation mit einer Reihe von Adaptationen zu sein, die die Körperbau- und Verhaltensstruktur betreffen. Übrigens gibt es konvergente Erscheinungen (keine „verwandten Gattungen" wie es Reichenbach 1850 annahm) wie z. B. unter den Furnariidae Südamerikas und asiatischen Turdinae. Diese suchen zwar in der ufernahen seichten Zone der Fließgewässer nach Nahrung und haben in Gestalt, Gefiederfärbung und Verhalten Ähnlichkeit mit Wasseramseln aufzuweisen, sind aber nicht in dem erstaunlich hohen Grad an die Jagd im Stratotop des Benthals, stark strömender Fließgewässer angepaßt wie die *Cinclidae*.

Auf den möglichen Evolutionsverlauf, der offenbar von einer vielleicht ausschließlichen Ernährung von Landtieren zu einer Nahrungssuche am Ufer und flachen Wasser bis zum Hineinlaufen und Tauchen ins strömende Wasser, um die Tiere des Gewässergrundes zu erbeuten, führte, deutet die noch heute regelmäßig ausgeführte Jagdweise im seichten Wasser der lotischen Gewässerstrecken hin. Dabei läuft der zunächst nur mit den Beinen im Wasser stehende und mit höchster Aktivität zwischen den Steinen nach Nahrung suchende Vogel immer weiter flußaufwärts in die stärker werdende Strömung, die er nicht zu beachten scheint, bis er völlig in den Wellen verschwindet und nur hie und da mit dem Kopf herausschaut. Der mühelose Übergang von der Nahrungssuche im seichten Wasser zum Laufen und „Tauchrennen" (Csörgey 1927) im tiefen Wasser und unter der Wasseroberfläche, wo er dieselbe Technik der Nahrungssuche anzuwenden scheint, fasziniert den Beobachter. Wie weit diese Spezialisation auf die Jagd im Benthal fortgeschritten ist, zeigen die Fähigkeiten des Hineinstürzens ins tiefe und stark strömende Wasser vom Ufer aus oder direkt aus dem Flug, das äußerst geschickte Ausnutzen selbst hochturbulenter Strömungen an Wasserfällen, um kurzzeitig an den Gewässergrund zu gelangen, und auch der Erwerb des Schwimm- und Tauchvermögens im stehenden Gewässer. Daß *Cinclus* auch als „Wasservogel" bezeichnet werden kann, begründet schließlich auch der stets bedeutende, im Winter sogar bis 100 % betragende Anteil der Wassertiere an der Gesamtnahrung, wie er bei Niethammer (1937) vermerkt und hier bestätigt werden konnte.

Die Konkurrenz durch andere Vogelarten der Fließgewässer dürfte, wie es uns heute bei der geringen Siedlungsdichte dieser Arten und der ausgedehnten Bereiche des Gewässerbodens und Ufers erscheint, nicht oder nur wenig zu dieser Entwicklung beigetragen haben. Vielmehr sind wahrscheinlich der Mangel und das Fehlen der an der Luft lebenden Kleintiere durch

die Ungunst kühler Witterung, durch Kältezeiten (Winter) und das Vordringen in höhere Gebirgslagen das dominierende Selektionselement gewesen, das *Cinclus* zur Spezialisierung durch Anpassung an die Jagd des reichentwickelten Benthos der kalten Fließgewässer gezwungen hat.

Wie die eigenen Feststellungen geben neuere limnologische Untersuchungen zur Ökologie und Tiergeographie des Rhithrals und seiner Biozönosen Anlaß, um weitere für die Evolutionsgeschichte der Cinclidae wichtig erscheinende Fragen zu erörtern.

Das hier aufgezeigte Nahrungsschema der Wasseramsel bezieht sich auf den mitteleuropäischen Raum. Angaben über die Ernährung von *Cinclus cinclus* aus anderen Gebieten (z. B. Witherby 1949, Pastuchow 1961) weisen darauf hin, daß das hier dargelegte Nahrungsbild generell zu gelten und arttypisch zu sein scheint. Auch die Mitteilungen über die Nahrung weiterer Arten der Gattung *Cinclus* in den verschiedenen Kontinenten zeigen weitgehende Übereinstimmungen in den Nahrungsansprüchen der einzelnen Spezies. So wissen wir durch Untersuchungen aus Kanada (Munro 1924) und aus Japan (Hiyama u. a. 1961), daß die Fischnahrung auch bei den dort ansässigen Arten offenbar nur sekundäre Bedeutung als Nebennahrung hat.

Die Familie der Cinclidae umfaßt nur 5 sich durch das Färbungsmuster unterscheidende Arten, die sich alle in der Ernährung, in der Lebensweise, in Gestalt und Größe sehr ähneln und deshalb zu einer Gattung *Cinclus* zusammengefaßt werden. Nach Heinroth (1926) sind alle Formen dieser Familie „ungemein ähnlich" und „in ihrer Lebensweise sämtlich gleich". Sie bewohnen überall auf der Erde im wesentlichen das Rhithral und stellenweise das Potamal. Bedenkt man die weitgehende Einheitlichkeit der Cinclidae in ihren Lebensansprüchen, so ergibt sich die Frage nach den Lebensbedingungen der Fließgewässer in den verschiedenen Erdteilen. Nach Illies (1961 a, b) ist der kaltstenotherme Gebirgsbach ein in verschiedenen Erdteilen physiographisch identischer Biotop inmitten der sonst so unterschiedlichen Umgebung. Die Lebensgemeinschaften dieser Rhithralabschnitte sind Isozönosen (Balogh), das heißt in gleichen Nischen finden sich gleiche Lebensformtypen (Remane). Diese sind systematisch nahe verwandt, gehören manchmal zu gleichen Gattungen oder öfter zu geographisch vikariierenden Verwandtschaftsgruppen höherer systematischer Kategorie.

Welche Bedeutung haben diese Befunde für die Verbreitung und Taxanomie der Wasseramsel?

Sie erklären zunächst die systematisch isolierte Stellung der *Cinclidae* als Folge der Anpassung an das hochgradig extreme Ökosystem Fließgewässer, speziell an das Rhithral, das sich wesentlich von den umgebenden terrestrischen Lebensräumen unterscheidet.

Der Nachweis, daß alle Fließgewässer der Erde eine vergleichbare Gliederung in Rhithral und Potamal aufweisen, deren Grenze zueinander von der geographischen Breite abhängt, gibt wichtige Hinweise auf die unterschiedlichen Ansiedlungsmöglichkeiten der *Cinclidae* in den Stromsystemen der Kontinente. Der Bachbereich ist in Richtung auf den Äquator zu in immer höhere Gebirgslagen zurückgedrängt und schließlich nur noch oberhalb 3 000 m anzutreffen (Illies 1973). Entsprechend kommt *Cinclus cinclus* in den Schweizer Alpen bis in Höhen über 2 000 m vor (Glutz v. Blotzheim 1964). In Tibet konnte Schäfer (1938) *Cinclus cinclus przewalski* an den Bächen oberhalb der Baumgrenze bis 5 300 m feststellen. Die Art ist hier Charaktervogel der eisigen Gebirgsbäche, die ein echtes Rhithral aufweisen. Im arktischen Gebiet dagegen sind selbst die in der Ebene entspringenden Fließgewässer „echt rhithrisch" (Illies 1961). Hier kommen die Wasseramseln bis auf Meeresniveau vor, zum Beispiel *Cinclus mexicanus unicolor* im arktischen Alaska am Kotzebue Sound, wo kleine Fließgewässer ins Meer münden (Bailey 1948).

Die Feststellung, daß der Gebirgsbach ein in den verschiedenen Erdteilen nahezu identischer Biotop ist und Isozönosen aufweist, bedeutet, daß alle *Cinclus*-Formen unter sehr ähnlichen Umweltbedingungen leben. Konvergenzerscheinungen verschiedener Benthosbesiedler weisen auf ein hohes Alter der Rheobiotope, ihrer Nischen und Rheobiozönosen hin. „Die Fließgewässer sind alte Lebensräume, deren Bedingungen gleichartig geblieben sind" (Illies 1973).

Entsprechend wird die Kennzeichnung der Wasseramseln als einer „sehr alten Familie" (Heinroth 1926) verständlich. Die Formenarmut der *Cinclidae* scheint die Folge der Konstanz der Umweltfaktoren des Rhithrals über lange Zeiträume zu sein. Nach der Eroberung des Benthals als günstigem Nahrungsraum (transformierende Selektion) hielt die gleichbleibende Umwelt die genetische Zusammensetzung der Populationen konstant (stabilisierende Selektion). Der große Vorteil der Einnischung in den Nahrungsraum des fließenden Wassers ist die durch die Nutzung des nährtierreichen Benthos mögliche Standorttreue am Fließgewässer auch im Winter und die Ausbreitung des Areals bis in die Polargebiete und die Hochgebirgsregionen. Die Spezialisierung der Wasseramseln ist aber nicht bis zur ausschließlichen Ernährung aus Benthosorganismen fortgeschritten, sondern läßt ein weites Nahrungsspektrum zu und erlaubt eine gewisse Plastizität ihres Verhaltens innerhalb des erweiterten Ökosystems Fließgewässer (Wasserlauf, Ufer und Luftraum darüber).

Die Färbungsmuster, nach denen die derzeitige Rassengliederung bei *Cinclus* vorgenommen wurde, können als Mutationen gedeutet werden, die im Sinne der Präadaptation in allen Populationen innerhalb des Artareals auftreten und sich anreichern, sobald ein entsprechender Auslesefaktor wirksam wird (Niethammer 1965).

H. SCHLUSSBEMERKUNGEN

In Anbetracht der fortschreitenden Veränderungen der Fließgewässer durch den Menschen ist es vor allem Sache der Ökologie, die notwendigen Kenntnisse für die Planung und Landschaftspflege zu sammeln und bereitzustellen (Schwabe 1968). Die vorliegende Arbeit soll ein Beitrag zu dieser Aufgabe sein. Als erste umfassendere Studie zur Ökologie der Wasseramsel bedarf sie aber in mancher Hinsicht einer Erweiterung und Vertiefung.

Die Wasseramsel gehört zu den gefährdeten Vogelarten, die neben dem bisherigen gesetzlichen Schutz weitere Hilfe benötigen, damit sie ihren Bestand halten können („Rote Liste der Brutvögel" nach der Deutschen Sektion des Internationalen Rats für Vogelschutz). Zunächst ist es von entscheidender Bedeutung, im Sinne des Biotopschutzes bestimmte Teile der Flußsysteme in ihrer natürlichen Ausbildung und mit ihren typischen Rheobiozönosen durch Unterschutzstellung zu erhalten. Industrie, Landwirtschaft und Behörden müssen sich um die Einhaltung der notwendigen Schutzmaßnahmen bemühen (Hertel 1959).

Zur Durchführung von Untersuchungen wurden im Rahmen dieser Arbeit Nistkästen als sichere Brutplätze geschaffen. Es ist erfreulich, daß sich diese Schutzmaßnahmen so wirkungsvoll erwiesen haben und daß sie von vielen Vogelschützern übernommen und in anderen Fließgewässern mit Erfolg angewandt wurden. Es wäre von großem Vorteil, wenn beim Bau der Betonbrücken bereits bei der Betonierungsschalung entsprechende Aussparungen für Nistnischen als Brutplätze für die Wasseramseln vorgesehen würden. Auf meinen Hinweis hat die Hessische Landesanstalt für Umwelt in einer Schrift die Bauweise solcher Nistgelegenheiten beim Brückenbau beschrieben (Klausing 1973).

I. ZUSAMMENFASSUNG

I. Allgemeine Ökologie

1. Im östlichen Hessen (Rhön-Vogelsberg) wurden von 1964—1972 in einem 1 800 km² großen, vor allem das Flußsystem der oberen Fulda umfassenden Gebiet, Untersuchungen zur Ökologie insbesondere zur Ernährungsökologie von *Cinclus cinclus* durchgeführt. Durch Anbringen von Nistkästen (zwei Typen) konnte Bestandszunahme erreicht werden. Von 1965—1969 wurden 900 Wasseramseln, darunter 412 Nestlinge, beringt und 480 wiedergefangen.

2. An einer Gesamtlänge von 522 km untersuchten Gewässers befanden sich 87 ständig besetzte und 72 nicht ständig besetzte Brutreviere. Durchschnittlich konnten jährlich 123 besetzte Reviere (= Brutpaare) festgestellt werden.

3. Die Limnologie gliedert die Fließgewässer in die Ökosysteme *Rhithral* (Bachbereich — mit seiner Biozönose, dem Rhithron) und *Potamal* (Flußbereich — mit dem Potamon), die sich wiederum in Epirhithral, Metarhithral und Hyporhithral bzw. Epipotamal, Metapotamal und Hypopotamal gliedern lassen (s. Tab. 2).

4. Die durchschnittliche Besiedlungsdichte betrug 1 Brutpaar/4,2 km Gewässer. Das Hyporhithral war am dichtesten (1 Brutpaar/2,7 km), das Epipotamal am wenigsten (1 Brutpaar/8,7 km) besiedelt. *Cinclus* ist eine typische Tierart des Rhithrals.

5. Durch den Bau von Mühlen und Brücken wurde der Bestand in den vergangenen Jahrhunderten wesentlich vermehrt. Die seit Jahrzehnten festgestellte Abnahme ist die Folge verschiedener anthropogener Einflüsse: Mangel an sicheren Niststellen durch Beseitigung der Wassermühlen und alten Brücken, Gewässerausbau, Abschlagen der Ufergehölze und Wasserverunreinigungen. *Cinclus* benötigt nicht „reines", sondern nährtierreiches Wasser und kann an verunreinigten Fließgewässern (sogar meso- und polysaprober Zustand) vorkommen.

6. Bevorzugter Nahrungsraum der Wasseramsel sind die flachen, lotischen Bezirke (Schnellen, „riffles") der Fließgewässer. Es sind die am dichtesten von Nahrungstieren besiedelten und am besten belichteten Benthalabschnitte.

7. Abnehmender Wasserstand begünstigt, zunehmender erschwert die Nahrungssuche oder zwingt die Vögel zum Ausweichen in Nebengewässer.

8. Bäche unter 2 m Breite sind am nahrungsreichsten und werden von den Wasseramseln auch häufig zum Nahrungserwerb aufgesucht.

9. Kalkhaltige Gewässer sind nahrungsreicher als kalkarme. Wegen nur geringem Vorkommen von Kalkstein im Gebiet waren Untersuchungen über die Beziehung der Gesteine zur Siedlungsdichte der Vögel nicht möglich.

10. Loser Schotterbelag aus mittelgroßen Steinen bietet die günstigsten Bedingungen für das Benthos eines Fließgewässers. *Cinclus* suchte das Lithal am häufigsten von allen Substrattypen auf und hat Verhaltensweisen entwickelt (Wenden und Wegschleudern von Steinen), die auf eine enge Bindung an dieses Substrat hinweisen.

11. Die Wasseramseln hielten sich meistens in Strecken mit Strömungsgeschwindigkeiten von 0,3—0,6 m/sec, aber auch bis 1 m/sec auf. Die schnell strömenden Bezirke bieten dem Benthos die günstigsten Produktionsverhältnisse. Im Hinblick auf die durchschnittliche Abflußmenge (MQ m^3/sec) lag die höchste Siedlungsdichte der Wasseramsel bei 1—2,5 m^3/sec.

12. Die Strömung ist der dominierende Umweltfaktor im Fließgewässer. Die „torrenticolen" Benthosorganismen sind Hauptnahrungstiere der Wasseramsel. Am strömenden Wasser findet sie auch sichere Nistplätze und Schutz. Der Grad der Einnischung von *Cinclus* in Beziehung zur Strömung wird an mehreren anatomisch-physiologischen Kennzeichen und ethologischen Anpassungsmerkmalen dargelegt.

13. Die Ausdehnung der lotischen Bezirke bedingt in erster Linie die Reviergröße. Die Reviere waren im Epirhithral am längsten, im Hyporhithral wegen der zunehmenden Gewässerbreite und der Einbeziehung von Nebengewässern kürzer, aber umfangreicher und im Epipotamal inselartig. Die sehr nährtierreichen Ausflüsse stehender Gewässer sind bevorzugte Brut- und Überwinterungsplätze der Wasseramseln.

14. Monotop und Monozön der Wasseramsel reichen in alle Bezirke des Ökosystems Fließgewässer (im erweiterten Sinne): Ufer, eigentlicher Wasserlauf und über beiden befindlicher Luftraum. Die ökologische Nische von *Cinclus* ist die spezifische Funktion als Konsument in diesem Beziehungsgefüge. Außergewöhnlich enge Bindung an den Rheobiotop und die Rheobiozönose kennzeichnen diese Art als stenotop-stenocoenos.

15. Anpassungsfähigkeiten an nachteilige anthropogene Einflüsse (z. B. Wasserverunreinigung) weisen auf eine größere ökologische Valenz hin als bisher angenommen wurde.

16. *Cinclus* steht mit keinem der Konsumenten gleicher Stufe (Fische, Vögel und Säuger) in einer bedeutenden Konkurrenz, weil der Biotop sehr ausgedehnt, der Nahrungsreichtum der Biozönose offenbar stets ausreichend, die gleichrangigen Tiere im Gewässer verteilt und mit geringer Siedlungsdichte vorkommen. Die größere ökologische Potenz der Wasseramsel erlaubt ihr, innerhalb ihres Monotops auszuweichen.

II. Ernährungsökologie

1. Durch Beobachtung der nahrungssuchenden und fütternden Vögel — auch durch Fotografieren — lassen sich die Beutetiere nicht ausreichend identifizieren.

2. Die von 1965—1969 gesammelten 750 Nahrungsreste waren ausschließlich Trichopterenköcher (vorwiegend Limnophilidae).

3. Es wurde die bisher umfangreichste Speiballenuntersuchung an *Cinclus* durchgeführt (insgesamt 458 Ballen). Während des ganzen Jahres haben die Vögel Speiballen ausgeschieden. Nach den häufigsten Bestandteilen kann man „helle Gammaridenballen" (im Herbst und Winter) und „dunkle Trichopterenballen" (besonders im Sommer) unterscheiden.

4. Magen und Mageninhalte von 7 Wasseramseln wurden untersucht. Magenanalysen an dieser Art hat man früher in großem Umfang aber mit unterschiedlicher Genauigkeit ausgeführt.

5. Infolge der feinen Zerteilung der Nahrungsreste im Kot war es nur möglich, die Zugehörigkeit der Teile zu den großen Beutetiergruppen (Trichopteren, Gammariden, Coleopteren) zu erkennen. Hartteile der Nahrung werden sowohl zerkleinert im Kot als auch weniger zerlegt in Speiballen ausgeschieden.

6. Die Halsringmethode wurde an *Cinclus* erstmalig in größerem Umfang angewendet und ergab die reichhaltigste und genaueste Beutetierliste. 247 Nestlinge aller Altersstufen erhielten einen Halsring (1—2 Stunden). Bei 128 konnte Futter entnommen werden, das 950 Beutetiere enthielt.

7. Der Vergleich des durch Benthosanalysen zur Fütterungszeit nachgewiesenen Tierbestandes in den Revieren mit den Beutetieren der Halsringproben erlaubte Einblicke in Jagdweise und Fangerfolg der tauchenden Vögel und die Zusammensetzung der Nahrung.

8. Eine Nahrungsauslese allgemeiner Art besteht insofern, als weichhäutige Beutetiere offenbar bevorzugt verzehrt werden, worauf Fütterungsversuche (3 Altvögel, 2 aufgezogene Nestlinge), Beobachtungen am Gewässer und Halsring-Untersuchungen hinweisen. Die Ergebnisse der Speiballen-, Magen- und Kotuntersuchungen dürfen nicht überschätzt werden.

9. Die frühe Brutzeit von *Cinclus* liegt so, daß zur Zeit der Jungenaufzucht die günstigsten Ernährungsverhältnisse des ganzen Jahres herrschen (verschiedenste, und nährstoffreichste Tierarten und Entwicklungsstadien, leichteste Jagd). Die Untersuchungen ermöglichen einen ersten Überblick des jahreszeitlichen Wechsels in der Nahrung.

10. Kennzeichnend für die Ernährung der Wasseramsel ist das weite Nahrungsspektrum (polyphage Art bei ausschließlich tierischer Nahrung). Vorzugs- und Hauptnahrung sind Ephemeropteren, Plecopteren, Trichopteren, Dipteren, Gammariden, Coleopteren u. a.. Zur Gelegenheits- und Nebennahrung gehören die Fische. Eine Nahrungsaufnahme ohne Wahl war vor allem im Herbst und Winter, Nahrungsauslese besonders bei der Nestlingsfütterung festzustellen.

11. Da es noch keine voll befriedigenden quantitativen Methoden in der biologischen Fließwasserforschung gibt, ist eine exakte quantitative Nahrungsanalyse der Wasseramsel sehr schwierig.

12. Die dargelegten Untersuchungsergebnisse ermöglichen in Verbindung mit neueren limnologischen Feststellungen die Erörterung der möglichen Evolution der Cinclidae sowie eine Erklärung der systematisch isolierten Stellung und der Formenarmut dieser Familie.

SUMMARY

On the ecology of the dipper (Cinclus cinclus) with special reference to its nutrition.

1. General ecology.

The ecology (with emphasis on the feeding ecology) of *Cinclus cinclus* was investigated between 1964 and 1972 in Eastern Hesse — (Rhoen-Vogelsberg). The area studied was 1 800 km² and mainly consisted of the river system of the area surrounding upper Fulda. To types of nesting boxes were installed so that figures for population increase could be obtained. Between 1965 and 1969, 900 dippers (including 412 nestlings) were ringed and 480 were recaptured.

Of the breeding territories along the 522 km of water body investigated, 87 were permanently occupied and 72 non permanently occupied. There was an average of 123 occupied breeding territories (= breeding pairs) every year.

The running waters can be divided on the basis of limnological characteristics into the ecosystems rhithral (brook area with its biocoenose, the rhithron) and potamal (stream area, with the potamon).

The average population density was 1 breeding pair/4.2 km water, the hyporhithral having the highest density (1 breeding pair/2.7 km) and the epipotamal the lowest (1 breeding pair/8.7 km). *Cinclus* is typically a species of the rhithral.

The erection of water mills and bridges allowed considerable population increase in past centuries; this, however, has decreased again in the last few decades as a result of man's activities — destruction of water mills and old bridges leading to a shortage of safe nesting places, water depletion, cutting down of woods on the banks, and water pollution. *Cinclus* does not need „pure" water, but water rich in animals on which it can feed; it can occur around polluted running waters, even those in the meso- or polysaprobic state.

The favoured feeding grounds of the dipper are the shallow, lotic (fast-flowing) regions of the running waters. These have the highest density of food animals, and the brook floor is best exposed. The search for food is facilitated by decreasing water level, but when the level increases the birds may be forced to seek elsewhere. The richest feeding grounds for *Cinclus* are brooks less than 2 m wide. Lime-rich waters are richer in food animals than those with a lime deficiency. Because of the rather limited occurrence of limestone in the area, however, it was not possible to investigate the relationship of the mineral to the population density of the birds. A loose pebbly covering of medium-sized stones provides the most favourable habitat for the benthos of flowing water. *Cinclus* sought the lithal more frequently than any other substrate type, and has developed a way of conduct (turning and throwing of stones), indicating a strict dependence on this substrate.

The dippers were mainly confined to stretches where the current speed was 0.3—0.6 m/sec but also occurred where it was over 1 m/sec. Fast-flowing areas provide ideal habitats for the benthos. With regard to discharge (MQ m^3/sec), the highest population density of dippers occurred where values were around 1—2.5 m^3/sec.

Areas around flowing water provide ideal habitats for the dipper since the „torrential" benthic organisms which form the main food source flourish here, and because protected nesting places are plentiful.

The extent of the lotic area determines the territory size. Territories were longest in the epirhithral, shorter but more numerous in the hyporhithral because of the greater stream width and entrance of side streams, and insular in the epipotamal. The standing waters of the outflow region which are very rich in food animals are favoured breeding and overwintering areas for the dipper.

The monotope and monozoene (Schwerdtfeger 1963) of the dipper extend into all areas of the running water ecosystem (in the broad sense) — bank, actual flowing water, and the air space above the two. The ecological niche of *Cinclus* is specifically that of a consumer in this system. Unusually strict dependence on the rheobiotope and the rheobiocoenose characterise this bird as stenotope-stenocoenose.

Adaptations to unfavourable anthropogenic influences (e. g. water pollution) indicate that the dipper has a larger tolerance range than has hitherto been assumed.

Cinclus is not a significant competitor of any consumer on the same level (fish, birds, mammals) since the biotope is very large, the food supply of the biocoenose is abundant, and the other organisms of the same trophic level are more sparsely distributed in and around water bodies. The greater ecological potency of the dipper enables it to succeed within its monotope.

2. Feeding ecology.

The prey of the dipper could not be extensively identified even after observations and photography of the feeding birds. The 750 samples of food remains collected between 1959 and 1969 consisted exclusively of Trichopteran cuticles (mainly Limnophilidae).

A total of 458 regurgitated pellets was examined, making this the most extensive examination of its kind having been carried out on *Cinclus*. The pellets were secreted throughout the year. According to the major components, these could be differentiated into „light gammarid pellets" (in autumn and winter) and „dark trichopteran pellets" (particularly in summer).

The stomachs and stomach contents of 7 dippers were investigated; many stomachs have been analysed in the past but with variable accuracy.

Since the food remains were finely dispersed in the dung, it was only possible to assign them to the major groups of prey animals (Trichoptera, Gammaridae, Coleoptera). The hard components of the food are both reduced to small pieces and separated in the dung, even if less broken down in the regurgitated pellets. The neck ring method was first used extensively on *Cinclus* and it yielded the largest and most accurate list of prey animals. Neck rings were fitted to each of 247 nestlings of all ages for 1—2 hours; the food which could be removed from 128 of these contained 950 prey animals.

The comparison of the benthic populations found at feeding time in the territories with prey animals from the neck ring samples gave an indication of the hunting methods and degree of success of the diving birds, and the composition of their food.

In general, the results of feeding observations at the water, and neck ring experiments on 3 mature birds and 2 reared nestlings indicated that the softer-cuticled animals were favoured as a food source. The results obtained from regurgitated pellets, stomach contents and dung analyses should not be over emphasised, however.

Cinclus breeds at a time of year when conditions are optimum for the feeding of the young: there is a large variety of food animals available at various developmental stages, and they can be caught more easily than at other times. These investigations provide the first information on the seasonal variation in their food supply. The food range of the dipper is characteristically broad, i. e. it is a polyphagous species with exclusively animal food. The principal source of food includes Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Diptera, Gammaridae, Coleoptera etc. They will occasionally eat fish. A reception of food without choice could particularly be seen in autumn and winter, but a reception with choice showed at the time of nestling feeding.

A quantitative analysis of dipper food is very difficult because of the lack of fully satisfactory quantitative methods in the biological investigation of flowing waters.

A discussion of the possible evolution of the Cinclidae, as well as an explanation of their systematically isolated position and the scarcity of forms in the family is possible on the basis of the results presented in this paper, together with more recent limnological advances.

J. LITERATUR

Albrecht, M. L. (1959): Die quantitative Untersuchung der Bodenfauna fließender Gewässer. — Z. Fischerei 8 N. F.: 481—550.

Albrecht, W. (1964): Die Wasseramsel — ein sonderbarer Singvogel. Beobachtungsbericht. — Natur u. Landschaft 39: 182—183.

Ambühl, H. (1959): Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor. — Schweiz. Z. Hydrologie 21: 133—264.

— (1962): Die Besonderheiten der Wasserströmung in physikalischer, chemischer und biologischer Hinsicht. — Schweiz. Z. Hydrologie 24: 367—382.

Baer, W. (1903): Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten verschiedener Vogelarten. — Orn. Mon. Schr. 28: 262—268.

— (1909): Untersuchungsergebnisse von Mageninhalten sächsischer Vögel. — Orn. Mon. Schr. 34: 33—44.

— (1910): Ornithologische Miszellen. — Orn. Mon. Schr. 35: 401—408.

Bailey, A. M. (1948): Birds of Arctic Alasaka. — Popul. Ser. 8, Mus. Nat. Hist., Colorado: 277.

Balát, F. (1964): Breeding Biology and Population Dynamics in the Dipper. — Zool. listy 13: 305—320.

Berndt, R., und W. Meise (1959): Naturgeschichte der Vögel. — Stuttgart.

Braun, H. (1924): Aus der Vogelstube. — Verh. Orn. Ges. Bayern 16: 40—49.

Brehm, A. E. (1869): Tierleben. Vögel Bd. 3. — Hildburghausen: 817—823.

— (1876): Gefangene Vögel, Bd. 2. — Leipzig.

Brehm, Chr. L. (1822): Beiträge zur Vögelkunde, Bd. 2. — Neustadt a. d. Orla.

— (1856): Über die Wasserschwätzer, *Cinclus*, Bechst. — Naumannia J. Orn. 6: 178—189.

Bryan, L. S. (1964): Notes on the food of the Blackbellied Dipper. — Brit. Birds 57: 435—436.

Collinge, W. E. (1924—1927): The food of some British wild birds. — York.

Corti, U. A. (1959): Die Brutvögel der deutschen und österreichischen Alpenzone. — Die Vogelwelt der Alpen, Bd. 5. Chur.

Creutz, G. (1966): Die Wasseramsel *(Cinclus cinclus)*. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 364. Wittenberg Lutherstadt.

— (1968): Wert und Ziel der Ernährungsuntersuchungen bei Vögeln. — Falke 15: 226—229, 260—263.

Crisp, E. (1865): On the anatomy and habits of the water ouzel *(Cinclus aquaticus)*. — Proc. Zool. Soc. 4, London: 49—52.

Csörgey, T. (1927—1928): Hydrodynamische Effekte beim Tauchrennen der Wasseramsel. — Aquila 34—35: 307—308.

Czerlinsky, H. (1964): Die Wasseramsel, *Cinclus cinclus aquaticus*, im sächsischen Vogtland. — Beitr. Vogelk. 10: 188—193.

Dathe, H. (1951): Zur Ernährung des Mauerseglers. — D. Vogelwelt 72: 133.

— (1953): Zur Ernährungsbiologie des Mauerseglers. — Vogelschutz und Vogelforschung. 3. Tagung f. Ornith. u. Vogelschutz Halberstadt 1953: 32—34. Jena.

Denzer, H. (1959): Schwellenwerte für Fische und Fischnährtiere. — Merkblatt Schädigung d. Fischerei d. Abwässer I, Albaum (Sauerland).

Deutsches Gewässerkundliches Jahrbuch. Weser- und Emsgebiet, Pegel Kämmerzell (1967). — Niedersächs. Min. f. Ernährung, Landw. u. Forsten, Hannover.

Eggebrecht, E. (1937): Brutbiologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus aquaticus* Bechst.). — J. Orn. 85: p. 636—676.

Engelhardt, W. (1962): Was lebt in Tümpel, Bach und Weiher? — Stuttgart.

Fischer, W. J. (1914): Die Vogelwelt Württembergs. — Stuttgart: 276—278.

Franz, J. (1943): Über Ernährung und Tagesrhythmus einiger Vögel im arktischen Winter. — J. Orn. 91: 154—165.

Gebhardt, L., und W. Sunkel (1954): Die Vögel Hessens. — Frankfurt-M.

Gedat, W., und J. Schulze (1971): Neue Beobachtungen der Wasseramsel *(Cinclus cinclus* L.) in der Umgebung von Berlin. — Beitr. Vogelk. 17: 183.

Gewässer in Hessen. Gewässerkundliches Kartenwerk Hessen, Blatt 1, 1 : 200 000 (1959). — Hess. Min. f. Landw. u. Forsten Abt. Wasserwirtschaft, Wiesbaden.

Gleiß, H. (1954): Die Eintagsfliegen. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 136. Wittenberg Lutherstadt.

Gloger, C. L. (1834): Handbuch der Naturgeschichte der Vögel Europas mit besonderer Rücksicht auf Deutschland. — Breslau.

Glutz von Blotzheim, U. N. (1964): Die Brutvögel der Schweiz. — Aarau.

Goodge, W. R. (1960): Adaptations for Amphibious Vision in the Dipper *(Cinclus mexicanus)*. — J. Morphol. 107: 79—91.

Groebbels, F. (1932): Der Vogel. Bau, Funktion, Lebenserscheinung, Einpassung, Bd. 1. — Berlin.

Gülle, P. (1971): Die Wasseramsel, sie schätzt sauberes Wasser. — Die Warte 32: 58. Paderborn.

Hald-Mortensen, P. (1969): [Über das Brutvorkommen der Wasseramsel *(Cinclus cinclus* L.) bei Århus 1964 mit Bemerkungen über Wasseramseln als Wintergäste in Dänemark]. — Flora og Fauna 75: 69—79. (Dänisch).

Hauri, R. (1954): Die Vogelwelt des Sumpfgebietes von Lauenen im Berner Oberland. — Orn. Beob. 51: 58—66.

Haempel, O. (1924): Die Fischfeinde aus der höheren und niederen Tierwelt. — Handb. Binnenfischerei Mitteleuropas, Bd. 1 — Stuttgart.

Heimann, F. (1948): Wasseramsel und Zwergtaucher in Wandsbek im kalten Winter 1946/47. — Mitt. Faun. Arbeitsgem. Schleswig-Holstein, N. F. 8 u. 9: 63—65.

Heinroth, O. u. M. (1926): Die Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. — Berlin.

Heinroth, O. (1938): Aus dem Leben der Vögel. — Berlin.

Hennicke, C. R. (1895): Ergänzungsband zu Hofrat Prof. Dr. K. Th. Liebes Ornithologischen Schriften. — Gera.

Herrmann, A. (1893): Meine Wasserschmätzer. — Orn. Mon. Schr. 18: 34—39.

— (1894): Der Wasserschmätzer *(Cinclus aquaticus,* Bchst.) als Stubenvogel. — Gef. Welt, 23: 374.

Hertel, R. (1959): Der Einfluß des Menschen auf die Tierwelt unserer fließenden Gewässer. — Naturschutzarbeit u. naturkdl. Heimatforsch. Sachsen 1: 49—52.

Hiyama, Y., Nose, Y., Shimizu, M., und J. Matsubara (1961): On the predation of rain-bow trout fry traced by CO^{60} body cavity tag. — Bull. Japan. Soc. Scient. Fisheries 27: 296—301.

Hoffmann, G. (1955): Wasseramsel-Beobachtungen. — Falke 2: 85—88.

Holmbring, J.-Å., und H. Kjedemar (1968): [Wasseramseln *(Cinclus cinclus)* in Östergötland]. — Var Fågelvärld 27: 97—121 (Schwedisch).

Homeyer, E. F. von (1883): Die Wasseramsel *(Cinclus aquaticus)* in bezug auf den vermeintlichen Schaden für die Fischerei. — Monatsschr. Deutsch. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt 8: 10—12.

Hoppe, R. (1968): Probleme der Mehlwurmfütterung. — Vogelkosmos 5: 315 bis 317.

Illies, J. (1953): Die Besiedlung der Fulda (insbesondere das Benthos der Salmonidenregion) nach dem jetzigen Stand der Untersuchung. — Ber. Limn. Flußstation Freudenthal 5: 1—28.

— (1955): Steinfliegen oder Plecopteren. — Die Tierwelt Deutschlands, herausg. v. Dahl, 43. — Jena.

— (1956 a): Seeausfluß-Biozönosen lappländischer Waldbäche. — Ent. Tidskrift Årg. 77: 138—153.

— (1956 b): Sieben Jahre Limnologischer Forschung an Fulda und Werra. — Mitt. Max-Planck-Ges. 3, Göttingen: 157—166.

— (1958): Die Barbenregion mitteleuropäischer Fließgewässer. — Verh. Int. Ver. Limnol. 13: 834—844.

— (1961 a): Die Lebensgemeinschaft des Bergbaches. — Neue Brehm-Bücherei Nr. 289. — Wittenberg Lutherstadt.

— (1961 b): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. — Int. Rev. ges. Hydrobiol. 46: 205—213.

— (1961 c): Gebirgsbäche in Europa und in Südamerika — ein limnologischer Vergleich. — Verh. Int. Ver. Limnol. 14: 517—523.

— (1971): Emergenz 1969 im Breitenbach. Schlitzer produktionsbiologische Studien (1). — Arch. Hydrobiol. 69: 14—59.

— (1973): Fließgewässer. — In: Grzimeks Tierleben, Unsere Umwelt als Lebensraum. Sonderband. Zürich.

Jens, G. (1969): Die Bewertung der Fischgewässer. — Hamburg und Berlin.

Jõgi, A. (1963): [Zur Überwinterung der Wasseramsel in der Estnischen S. S. R. 1959—1963]. — Eesti Loodus 1963: 365—367 (estnisch).

Jost, O. (1966): Schutzmaßnahmen und Nisthilfen zur Erhaltung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechstein). — Vogelring 32: 30—34.

— (1967): „Steinnester" und andere Anpassungsformen des Nestbaues der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus* Bechst.). — J. Orn. 108: 349—352.

— (1969): Über die Bedeutung der Wasserscheiden beim Ortswechsel der Wasseramsel (*Cinclus cinclus aquaticus*). — J. Orn. 110: 71—78.

— (1970 a): Erfolgreiche Schutzmaßnahmen in den Brutrevieren der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Angw. Ornith. 3: 101—108.

— (1970 b): Wasseramseln. — Grzimeks Tierleben, Bd. 9. Zürich.

— (1971 a): Verschiedene Nisthilfen für die Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Jahresh. 1971, Deutsch. Bund Vogelschutz, Stuttgart: 28—30.

— (1971 b): Die Vorkommen der Flußperlmuschel (*Margaritifera margaritifera* L.) in der Rhön und im örtlichen Spessart (Flußsysteme des Döllbach und der Sinn). — Beitr. Ver. Naturk. Osthessen 4: 3—18.

— (1972): Erwerb und Behandlung der Köcherfliegenlarven durch die Wasseramsel — *Cinclus cinclus* —. — Luscinia 41: 298—301.

Kiepenheuer, J. (1962): Zur Ernährung der Wasseramsel (*Cinclus cinclus*). — Die Natur 70: 210—211.

Klaas, C. (1952 a): Beobachtungen an Wasseramseln des Weiltales. — Natur und Volk 82: 9—14.

— (1952 b): Zur Brutbiologie und Ökologie der Wasseramsel. — Gefied. Welt 76: 36—37.

Klausing, O. (1973): Vegetationsbau an Gewässern. — Hess. Landesanst. Umwelt, Wiesbaden: 46—47.

Klein, W., und K. Schaack (1972): Zur Siedlungsökologie der Wasseramsel — *Cinclus cinclus* — im Wassereinzugsgebiet der Kinzig/Hessen. — Luscinia 41: 277—297.

Kollibay, P. (1906): Die Vögel der preußischen Provinz Schlesien. — Breslau.

König, C. (1963): Ist die Wasseramsel (*Cinclus cinclus* L.) fischereischädlich? — Veröff. Landesst. Naturschutz u. Landschaftspflege Baden-Württemberg 31, Ludwigsburg: 165—168.

Kovačević, J., und M. Danon (1950—1951): Mageninhalte der Vögel gesammelt in den Jahren 1903—1950. — Larus 4—5: 185—217.

— (1958—1959): Mageninhalte der Vögel gesammelt in den Jahren 1952—1954. — Larus 12—13: 122.

Kramer, H. (1968 a): Siedlungsdichte-Untersuchungen an der Wasseramsel *(Cinclus cinclus).* — Orn. Mitt. 20: 168—169.

— (1968 b): Zählung von Bachvögeln in der Eifel und Beobachtungen zur Biologie der Wasseramsel. — Emberiza 1: 184—187.

Kremlitschka, O. (1969): Der Tisch ist immer gedeckt. Einige Hinweise auf Lebendfutterquellen. — Vogelkosmos 6: 58—61.

Kühnelt, W. (1965): Grundriß der Ökologie unter besonderer Berücksichtigung der Tierwelt. — Jena.

Laven, H. (1949): Vögel als Augentiere. — Ornith. als biol. Wissenschaft, Stresemann-Festschrift. Herausg. v. Mayr und Schüz. Heidelberg.

Lenz, F. (1954): Gedanken zur Wertung ökologischer Faktoren. — Naturwiss. Rundsch. 7: 334—338.

Liebmann, H. (1962): Handbuch der Frischwasser- und Abwasser-Biologie, Bd. 1. — München.

Löhrl, H. (1968): G. Creutz, Die Wasseramsel *(Cinclus cinclus),* Neue Brehm-Bücherei 364, 1966. — Kosmos 64, Bücherschau: 55.

Mauersberger, G. (1970): Biotop, Habitat und Nische. — Beitr. Vogelkde. 16: 260—266.

Moll, G. (1967): Zählung der Wasseramseln *(Cinclus cinclus)* an der Rur und ihren Nebenbächen. — Charadrius 3: 128—129.

Morbach, J. (1943): Vögel der Heimat, Bd. 3. — Esch/Alz.

Müller, K. (1880): Entdeckungen und Beobachtungen an dem Wasserschmätzer *(Cinclus aquaticus)* als Fischer. — Zool. Garten 3.

Müller, K. (1951): Fische und Fischregionen der Fulda. — Ber. Limnol. Flußstat. Freudenthal 2: 18—23.

— (1952): Die Mühlkoppe *(Cottus gobio* L.) und ihre Nahrungskonkurrenz zur Bachforelle *(Trutta fario* L.). — Ber. Limnol. Flußstat. Freudenthal 3: 70—74.

— (1954): Die Drift in fließenden Gewässern. — Arch. Hydrobiol. 49, p. 539—545.

Munro, J. A. (1924): Notes on the relation of the dipper to fishing interests in British Columbia and Alberta. — Canadian field naturalist. 38: 48—50.

Naumann, J. A. (1820—1844): Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, nach eigenen Erfahrungen entworfen. — Leipzig.

Naumann, J. F. (1905): Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Bd. 1. — Herausg. v. Hennicke, Gera-Untermhaus.

Niethammer, G. (1937—1942): Handbuch der deutschen Vogelkunde, Bd. 1. — Leipzig.

—, H. Kramer, und H. E. Wolters (1964): Die Vögel Deutschlands. Artenliste. — Frankfurt/M.

— (1965): Zur Taxonomie von *Cinclus cinclus.* Ein tiergeographisches Problem. — L'Oiseau 35: 96—100.

Norlin, Å. (1965): Zur Nahrungswahl von Limikolen in Schweden (Beobachtungsstation Ledskär). — Vogelware 23: 97—101.

Odum, E. P. (1967): Ökologie. — München, Basel, Wien.

Palmgren, P. (1938): Nahrungsmilieu und Nahrung von Vögeln in quantitativem Vergleich. — Naturwiss. 26: 665—672.

— (1941): Oekologische Probleme der Ornithologie. — J. Orn. 89: 103—123.

Pastuchow, D. (1961): [Zur Ökologie der Wasseramseln, welche an der Quelle der Angara überwintern]. — Limnol. Station Akademie d. Wiss. d. UdSSR am Baikal, Zool. Journ. Moskau 40: 1536—1541 (Russisch).

Paulstich, D. (1883): Die Wasserstaar- und Eisvogel-Frage. — Monatsschr. Deutsch. Ver. z. Schutze d. Vogelwelt 8: 293—299, 313—323.

Peitzmeier, J. (1969): Avifauna von Westfalen. — Münster.

Perzina, E. (1897): Selten im Käfige gepflegte europäische Vogelarten. Der Wasserstaar *(Cinclus aquaticus)*. — Mitt. ornith. Verein Wien „Die Schwalbe" 21: 38—42.

Rackebrandt (1885): *Cinclus aquaticus* L. — Bachamsel. — 8. Jahresber. (1883) d. Aussch. f. Beobachtungsstationen d. Vögel Deutschlands, J. Orn. 33: 275.

Reichenbach, A. B. (1850): Praktische Naturgeschichte der Vögel. — Leipzig.

Reichholf, J. (1968): G. Creutz, Die Wasseramsel *(Cinclus cinclus)*, Neue Brehm-Bücherei 364, 1966. — Vogelwelt 89, Schriftenschau: 53—54.

Reuter, A. (1899): Die Wasseramsel oder der Wasserstar. — Gefied. Welt 28: 231—232.

Richter, H. (1955): Zur Ernährung der Wasseramsel *(Cinclus c. aquaticus* L.). — Beitr. Vogelk. 4: 139—142.

— (1962): Wasseramsel und Naturschutz. — Naturschutzarbeit u. naturkdl. Heimatforsch. i. Sachsen 4: 89—92.

Robson, R. W. (1956): The breeding of the Dipper in North Westmorland. — Bird Study 3: 170—180.

Rudolph, W. (1959): Wasseramsel fischt im stark verschmutzten Gewässer. — Orn. Mitt. 11: 15.

Ruttner, F. (1952): Grundriß der Limnologie. Hydrobiologie des Süßwassers. — Berlin.

Schäfer, E. (1938): Ornithologische Ergebnisse zweier Forschungsreisen nach Tibet. — J. Orn. 86, Sonderheft.

Schlegel: R. (1929): Blicke in die Speisekarte einiger Vögel auf Grund von Magen- und Kropfanalysen. — Mitt. Ver. sächs. Ornith. 2: 213—217.

Schmitz, W. (1956): Der Mineralgehalt der Oberflächengewässer des Fulda-Eder-Flußgebietes. — Ber. Limnol. Flußstation Freudenthal 7: 43—60.

— (1957): Die Bergbach-Zoozönosen und ihre Abgrenzung, dargestellt am Beispiel der oberen Fulda. — Arch. Hydrobiol. 53: 465—498.

Schoenemund, E. (1930): Eintagsfliegen. — Die Tierwelt Deutschlands, herausg. v. Dahl, 19. Jena.

Schräder, T. (1932): Über die Möglichkeit einer quantitativen Untersuchung der Boden- und Ufertierwelt fließender Gewässer. — Z. Fischerei 30: 105—127.

Schwabe: G. H. (1968): Das Binnengewässer als Glied der Landschaft. — Natur u. Landschaft 43: 160—165.

Schuster: L. (1953): Einige Bemerkungen zur Biologie der Wasseramsel. — Vogelwelt 74: 128—133.

Schwerdtfeger, F. (1963): Autökologie. Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. — Hamburg.

Schwoerbel, J. (1966): Methoden der Hydrobiologie. — Stuttgart.

Sch., A. (St. Gallen) (1912): Wasseramsel-Beobachtungen. — Gefied. Welt 41: 119.

Sievers, A. (1925): Über die Ausbreitung einiger Vogelarten bei und in der Stadt Braunschweig. — Orn. Mon. Schr. 5: 3—7.

Skiba, R. (1969): Zum Vorkommen der Wasseramsel im Westharz. — Landschaftspflege u. Naturschutz i. Thüringen 6: 14—16.

Sokolowski, J. (1964): [Die Wasseramsel, *Cinclus cinclus* (L.), im Tatra-Gebirge]. — Przeglad Zoologiczny 8: 349—359 (Polnisch).

Steffan, A. W. (1960): Zur Statik und Dynamik im Ökosystem der Fließgewässer und zu den Möglichkeiten ihrer Klassifizierung. — Biosoziologie. Ber. Int. Symposium Stolzenau/Weser 1960: 65—100. Den Haag.

Stirnemann, F. (1957): Wasseramsel, *Cinclus aquaticus*. — Vögel der Heimat, Aarau: 190—196.

Strenzke, K. (1963): Ökologie der Wassertiere. — Handb. Biologie 3: 115—192. Konstanz.

Stresemann, E. (1927—1934): Aves. — Kükenthals Handb. Zoologie, 7. Berlin. Berlin.

Studer, T., und V. Fatio, (1889): Katalog der schweizerischen Vögel 4. — Bern und Genf.

Sunkel, W. (1940): Meine Erlebnisse mit Wasseramseln in Hessen-Nassau. — Vogelring 12: 50—95.

— (1960): Vogelkundliche Arbeit im engen Raum auf weite Sicht. — 12. Internat. Ornith. Cogress Helsinki 1958: 708—712. Helsinki.

Süß, K.-H. (1972): Zum Vorkommen und zur Ökologie der Wasseramsel *(Cinclus cinclus aquaticus)* im Mittelerzgebirge. — Hercynia, N. F. Leipzig 9: 182—195.

Thienemann, A. (1955): Die Binnengewässer in Natur und Kultur. — Verständl. Wissensch. 55. Berlin.

Ulmer, G. (1924): Ephemeroptera. — Biol. Tiere Deutschl., herausg. v. Schulze, 34. Berlin.

— (1925): Trichoptera. — Biol. Tiere Deutschl., herausg. v. Schulze, 36. Berlin.

Uttendörfer, O. (1943): Plauderei über Gewölle. — Deutsche Vogelwelt 68: 1—10.

Vogué, G. de (1934): Reflexions sur la marche du Cincle au fond de l'eau, à propos de l'article de Paul Madon. — Alauda 6: 526—528.

Vollnhofer, P. (1906): [Über die fischwirtschaftliche Bedeutung der Wasseramsel *(Cinclus cinclus* L.)] — Erdészeti Kisérletek 8: 1—81 (Ungarisch).

Wacquant-Geozelles, S. von (1895): *Cinclus aquaticus*. — Ergänzungsband z. Prof. Dr. Liebes Ornith. Schriften, herausg. v. Hennicke. Gera.

Wasserwirtschaftlicher Rahmenplan FULDA 1. Kartenwerk, 2. Erläuterungen (1964): — Hess. Min. f. Landwirtschaft und Forsten Abt. Wasserwirtschaft. Wiesbaden.

Wesenberg-Lund, C. (1943): Biologie der Süßwasserinsekten. — Kopenhagen, Berlin und Wien.

Wichtrich, P. (1937): Über die Vogelwelt des höchsten Thüringen. — Verh. Orn. Ges. Bay. 21: 181—224.

Witherby, H. F., Jourdain, F. C. R., Ticehurst, N. F., und B. W. Tucker (1949): The Handbook of British Birds, Bd. 2. — London.